



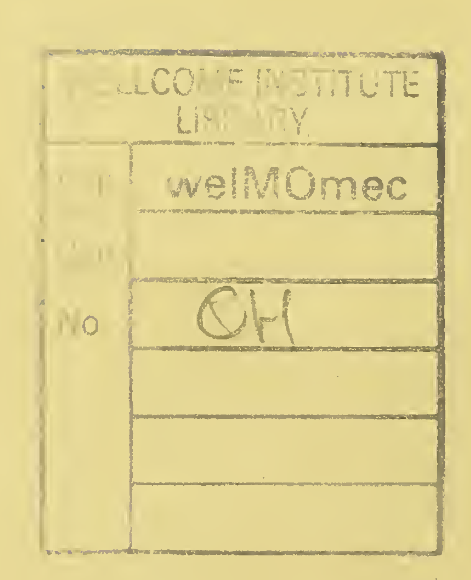
ÜBER

AUFNAHME UND AUSGABE UNGELÖSTER KÖRPER

VON

DR. W. PFEFFER.

MIT TAFEL I.


welMOmec
No

I. Einleitung.

Eine Aufnahme fester Partikel aus der äusseren Umgebung ist natürlich nur möglich, wenn, wie in den Plasmodien der Myxomyceten, nackte Protoplasmakörper vorliegen. Bei Vorhandensein einer rings geschlossenen Zellhaut ist indess ein analoger Austausch zwischen Protoplasma und Vacuolenflüssigkeit möglich und wird auch thatsächlich ausgeführt. Über diesen Vorgang liegen bis dahin freilich nur beiläufige Beobachtungen vor[1]) und ein etwas eingehenderes Studium war um so mehr geboten, als die Realität eines solchen Austausches fester Partikel zwischen Protoplasma und Zellsaft in jüngerer Zeit von WAKKER[2]) ganz in Abrede gestellt wurde. Die Unrichtigkeit dieser Behauptung wird in Folgendem aber durch unzweifelhafte Beobachtungen dargethan werden, welche sachgemäss zunächst die Aufgabe hatten, die Befähigung und die Thatsache eines Übergangs fester Partikel aus dem Zellsaft in das Protoplasma, oder umgekehrt, festzustellen. Damit ist natürlich noch nicht gesagt, dass ein solcher Vorgang eine weitere Bedeutung in den Functionen einer Zelle erlangen muss und in dieser Hinsicht werden erst fernere Studien eine Entscheidung von Fall zu Fall zu treffen haben.

In causaler Hinsicht reihen sich übrigens die Vorgänge in hautumkleideten Zellen dem Austausch in dem Plasmodium von Myxomyceten an, in welchem sowohl eine Aufnahme (resp. Ausgabe) fester oder unlöslicher Partikel aus der äusseren Umgebung, als auch eine Überführung der aufgenommenen Partikel aus dem Protoplasma

---

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. 1, p. 41; Untersuchungen a. d. botan. Institut in Tübingen 1886, Bd. II, p. 297, 188.

2) Jahrbücher f. wiss. Botanik 1888, Bd. XIX, p. 468 u. s. w.

in eine Vacuole stattfinden kann. Da aber bei Myxomyceten solche Aufnahme und Ausgabe fester Körper viel leichter verfolgt und controlirt werden kann, so ist es geboten, zunächst die Plasmodien der Myxomyceten in dieser Hinsicht zu behandeln.

II. Versuche mit dem Plasmodium der Myxomyceten.

A. Aufnahme.

Die Beobachtungen beziehen sich, soweit nichts Anderes bemerkt, auf Chondrioderma difforme (Pers.) (Syn. Physarum album, Didymium Libertianum).

Die Aufnahme fester Partikel in die Plasmodien der Myxomyceten ist durch de Bary[1]) und Cienkowski[2]) näher bekannt und zwar werden, was de Bary[3]) noch zweifelhaft liess, völlig indifferente anorganische Stoffe sowie die verschiedensten organischen Körpertheile ungefähr gleich leicht aufgenommen[4]). Aber auch Tröpfchen von flüssigen fetten Ölen werden ebenso von den Plasmodien verschluckt.

Unabhängig von der Qualität solcher unlöslicher Partikel vollzieht sich die Aufnahme allgemein in der von den vorgenannten Forschern geschilderten Weise, indem das fortrückende Plasmodium einen Körper erreicht und umfliesst[5]), oder indem ein solcher, nachdem er auf die Oberfläche eines Plasmodiums gebracht ist, unter ähnlichen Umständen in den Protoplasmakörper eingesenkt wird. Der Mithülfe von Pseudopodien bedarf es dabei nicht, doch können diese gelegentlich zuerst den Körper erreichen oder umfassen. Auch kann es geschehen, dass ein festes Theilchen zwischen zwei sich nähernde Plasmodienstränge eingeklemmt und mit deren Verschmelzung in das Innere des Plasmodiums gedrängt wird.

Ein näheres Eingehen auf die kleinen formellen Differenzen hat keinen Zweck. Allgemein kommt es doch darauf hinaus, dass

---

1) Mycetozoen, II. Aufl., 1864, p. 92.

2) Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1863, III, 334, 414.

3) Pilze 1884, p. 486.

4) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen 1886, Bd. II, p. 297.

5) Abbildungen bei Cienkowski, l. c. Taf. XVIII, Fig. 6. Vgl. auch die folgende Abhandlung Taf. II, wo Fig. 1, 2, 3 aufgenommene Fremdkörper zeigen.

der feste Körper durch das Hyaloplasma[1]) in das Körnerplasma gelangt. Dabei ist jede Stelle des Plasmodiums zur Aufnahme befähigt und zwar ebensowohl bei verschwindend geringer, wie bei mächtiger Entwicklung einer hyalinen Hautschicht. Die dem Körnerplasma einverleibten Körperchen werden mit der Strömung in jenem herumgeführt und früher oder später wieder aus dem Plasmodium ausgestossen. Im Plasmodium verharren die Fremdkörper entweder im Protoplasma oder werden wohl auch in eine Vacuole übergeführt.

In causaler Hinsicht kam ich schon früher[2]) zu dem Schlusse, dass die festen Körper mechanisch in das Plasmodium gepresst werden, sei es durch ihr eigenes Gewicht oder durch den Widerstand, welchen sie der Fortbewegung des Plasmodiumzweiges entgegenstellen. Die Entbehrlichkeit chemischer Reize zur Erzielung der Aufnahme folgt ohne weiteres aus dem Eintritt beliebiger indifferenter und ganz unlöslicher Partikel. Dass aber ein Contactreiz entbehrlich ist, geht daraus hervor, dass sehr leichte Körperchen, wie die Sporen von Penicillium, wenn sie mit dem fortrückenden Saume des Plasmodiums fortgeschoben werden, in diesem an den Berührungsstellen keine Hemmung des Ausgestaltens erzielen. Späterhin beobachtete ich dasselbe, als schwimmende Infusorien (Coleps hirtus und Glaucoma scintillans) an das Plasmodium anstiessen, und als an diesem ein Bodo saltans mit einer Cilie haftete und durch seine Bewegungen wiederholt Zerrungen an dem Haftpunkt veranlasste.

Auf Grund dieser Beobachtungen kann indess immerhin nur behauptet werden, dass wenigstens eine hohe Sensibilität gegen Stoss und Contact nicht besteht, dass ferner mechanische Pressung ausreicht, um feste und auch unlösliche flüssige Stoffe ins Innere des Plasmodiums zu befördern. Ob aber mit stärkerem Drucke nicht auch eine gewisse Reizung ausgelöst wird, muss um so mehr dahin gestellt bleiben, als die verschiedensten Veranlassungen hemmend und beeinflussend auf die ja bei der Aufnahme von Partikeln mitwirkende Gestaltung eines Plasmodiums wirken[3]).

---

1) Hyaloplasma und Körnerplasma sind in dem in folgender Abhandlung Kap. I näher bezeichneten Sinne zu nehmen.

2) Unters. a. d. Tübinger Institut, l. c., p. 299.

3) Bei localer Gestaltungshemmung durch Reiz würde etwa Analoges vorliegen, wie beim Umwachsen von Grashalmen durch Hutpilze (vgl. Pfeffer, Phy-

Da aber im Allgemeinen auf dem Substrat befindliche Körper durch die fortschreitende Bewegung erreicht und verschlungen werden, so haben natürlich alle anlockenden und abstossenden Reize einen Einfluss auf die Aufnahme. In diesem Sinne kommen selbstverständlich auch durch die Qualität eines Stoffes ausgeübte chemische Reize[1]) in Betracht, die also bei Anlockung fördernd, bei Abstossung hemmend auf die Aufnahme wirken. Ebenso kann es auch von Bedeutung für die Aufnahme werden, wenn ein Körper durch seine Qualität erst in Berührung mit dem Protoplasma chemische oder anderweitige Wirkungen erzielt.

Nähere vergleichende Untersuchungen über die mehr oder minder leichte Aufnahme stellte ich nicht an. Übrigens hätten diese nur Bedeutung, wenn sie in Rücksicht auf die causalen Verhältnisse durchgeführt würden, und in dieser Hinsicht ist stets ein ganzer Complex von inneren und äusseren Ursachen zu beachten. Jedenfalls ist schon die Bewegungstüchtigkeit ein wesentliches Moment und mit Sistirung dieser wird normalerweise überhaupt die Aufnahme fester Körper aufgehoben.

Alle Factoren, die Einfluss auf den von einem Körper ausgehenden mechanischen Widerstand haben, wie Grösse, Gewicht, Adhäsion an Substrat oder Plasmodium u. s. w. sind natürlich auch für die Einführung in das Plasmodium von Bedeutung. So ist schon mitgetheilt worden, dass Aufnahme unterblieb, als ein kleiner und am Substrat nicht adhärirender Körper vor dem Plasmodium hergeschoben oder als durch Wasserströmungen Contact mit diesem verhindert wurde. Dagegen scheint aus eckiger oder abgerundeter Form des Körpers kein allgemeiner Factor zu entspringen, wenigstens werden bei genügender Adhäsion am Substrate Tröpfchen von Olivenöl anscheinend ebenso leicht aufgenommen, als scharfeckige Kryställchen vom Baryumsulfat. Ein zu ansehnliches Volumen kann begreiflicherweise die Aufnahme ganz unmöglich machen, aber abgesehen davon scheinen

siologie Bd. II, p. 151). — Bei der Aufnahme von Öltropfen bewahren diese, nach übrigens nicht sehr kritischen Beobachtungen, die Kugelform und demgemäss können sehr ansehnliche locale Pressungen auf den aufzunehmenden Körper durch das Plasmodium nicht ausgeübt werden. Vgl. übrigens die folgende Abhandlung Kap. V.

1) Über chemische und andere Reize vgl. Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 163.

doch noch in Form und wohl auch in physikalischen Qualitäten der Stoffe Ursachen für Erleichterung oder Erschwerung der Aufnahme zu liegen. Ohne auf die nur beiläufigen Beobachtungen einzugehen, welche auf solche Einflüsse hindeuten, mag hier nur bemerkt sein, dass in einem Versuche mit Chondrioderma Stückchen von gequollener Gelatine augenscheinlich relativ schwer in ein Plasmodium gelangten, welches lebende Pollenkörner und Vitellinkryställchen, also andere wasserdurchtränkte Körper, sehr leicht aufnahm. Auch schwer lösliche Stoffe, wie Gypskryställchen, werden in gesättigter Lösung ebenso leicht aufgenommen, wie unlösliche feste Partikel, während natürlich die Einführung erschwert wird, wenn die Concentration oder die Qualität der Lösung Einfluss auf die Bewegung des Plasmodiums hat.

Wie todte Körper werden aber auch kleine lebende Organismen verschluckt. Ausser Pollenkörnern und Sporen (auch von Chondrioderma) gelangten bei Darbietung u. a. auch Pleurococcus, Diatomeen, Pandorina morum, Chlamidomonas pulvisculus, kleine Pflänzchen von Oedogonium und Nostoc u. s. w. im lebenden Zustand in das Plasmodium von Chondrioderma. Dagegen kommen Infusorien und andere lebhaft und kräftig bewegte Organismen nicht zur Aufnahme, wenn sie nach dem Anstossen an ein Plasmodium immer wieder enteilen. Ebenso verhielt sich Bodo saltans, von dem indess ein Exemplar einmal aufgenommen wurde, als es mit den Wimpern am Plasmodium haften geblieben war. Auch von Pandorina[1]) und Chlamidomonas gelangten nur solche Individuen in das Plasmodium, die entweder an diesem haften blieben, oder die an sich keine oder nur geringe locomotorische Bewegung entwickelten, und Gleiches gilt auch hinsichtlich der Aufnahme der ja immer relativ langsam bewegten Diatomeen. Da Pollenkörner, grössere Sporen und Pleurococcus leicht aufgenommen wurden, so muss die anscheinend schwierigere Verschlingung der anderen obengenannten Organismen auf Umständen beruhen, welche wenigstens nicht allgemein im lebendigen und im wasserdurchtränkten Zustand begründet sind.

In Erwägung, dass die heterogensten Dinge in das Plasmodium

---

1) Unter Anhaften von Pandorina, auch bezüglich Chlamidomonas, vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen, Bd. I, p. 443 und Bd. II, p. 613.

eingeführt werden, dass aber der Erfolg immer von mechanischen Pressungen abhängt, kann nicht etwa Benetzung und damit zusammenhängende Ausbreitung des Plasmodiums um den Fremdkörper den entscheidenden Factor abgeben. Schon dieserhalb und anderer Überlegungen halber ist es sicher nicht Folge so einfacher physikalischer Verhältnisse, wie es Berthold[1]) will, dass wohl die Plasmodien derselben Art sich leicht vereinigen, die verschiedener Myxomyceten aber, so weit bekannt[2]), nicht verschmelzen.

Chondrioderma difforme, das ich hauptsächlich benutzte, bietet durch relativ lange Dauer des Plasmodiumzustandes, leichte Beweglichkeit und grosse Durchsichtigkeit in vieler Hinsicht Vortheile gegenüber Aethalium septicum (Fuligo varians) und Didymium serpula, die übrigens, so weit ich untersuchte, sich hinsichtlich der Stoffaufnahme wesentlich gleich verhalten. Vielleicht ist eine kurze Angabe, wie das auch von anderen Forschern schon vielfach verwendete Chondrioderma leicht zu cultiviren ist, erwünscht. Stücke des Stengels von Faba vulgaris, die ich getrocknet vorräthig halte, werden nach dem Aufweichen in mässiger Menge mit etwas Wasser so in eine Glasschale gebracht, dass die einzelnen horizontal liegenden Stengel theilweise in Luft befindlich sind. Nach dem Sterilisiren in Wasserdampf werden dann Sporen ausgesäet und nach 6 bis 14 Tagen kann man auf Entwicklung von Plasmodien rechnen, die von den Stengeln auch an die Glaswand kriechen. Indem man diese Plasmodien entweder in etwas abfiltrirte Culturflüssigkeit in Uhrschalen oder auch sogleich in Wasser auf Objectträger bringt und sich ausbreiten lässt, gelingt es, sie genügend frei von umhüllenden Fremdkörpern, sowie von fremden Ingesta zu erhalten. Wenn nöthig kann man auch den Rheotropismus zum Herauslocken nutzbar machen. Die auf Objectträgern in Wasser ausgebreiteten Stückchen solcher Plasmodien liefern dann geeignetes Versuchsmaterial.

Zur Erzielung von Aufnahme kann man die in Wasser genügend fein vertheilten Körper auf offenem Objectträger oder unter Deckglas mit entsprechenden Vorsichtsmassregeln darbieten. Bei Operationen mit Öl ist z. B. der Objectträger umgekehrt aufzustellen, damit die specifisch leichteren Öltropfen derjenigen Glasplatte sich anlegen, auf welcher sich das Plasmodium ausbreitet. Behufs feiner Vertheilung bereitete ich mittelst etwas arabischem Gummi eine Emulsion aus Olivenöl, das zuvor mit Alkanna tief gefärbt worden war und befreite diese Emulsion von den grösseren Öltropfen,

---

1) Studien über Protoplasmamechanik, 1886, p. 108.

2) Vgl. de Bary, Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 40; Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, p. 337. Hinsichtlich der Rhizopoden vgl. M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen, 1863, p. 25.

indem ich durch nasse Leinwand laufen liess. Sehr kleine gefärbte Öltropfen erhält man auch, indem man Milch mit Wasser unter Zusatz von etwas alkoholischer Alkannatinctur schüttelt und die sich nach einiger Zeit an der Oberfläche sammelnden Fettkügelchen verwendet. Übrigens werden auch grössere Öltropfen bis zu 0,04 mm leicht aufgenommen (vgl. Taf. II, Fig. 3).

Ist das Plasmodium sehr bewegungstüchtig, und wird durch den Zusatz eines Körpers keine Hemmung dieser Thätigkeit erzielt, so kann sogleich die Aufnahme beginnen, und im Laufe von $1/2$ bis 1 Stunde trifft man bei reichlicher Zufuhr fester Partikel oft schon eine ganze Anzahl dieser im Plasmodium an. Ein gleiches Resultat wird auch bei Zugabe schwer löslicher und an sich unschädlicher Körper, wie z. B. durch Gyps erzielt, während das löslichere Asparagin in gesättigter Lösung durch Contractionen des Plasmodiums die Aufnahme erschwert und oft verhindert. Die Aufnahme löslicher Stoffe aus gesättigter Lösung soll indess hier nicht weiter behandelt werden, da davon in der nächsten Abhandlung Gebrauch zu machen ist. Erwähnt mag hier nur sein, dass von schwer löslichen Stoffen, ausser für Asparagin und Gyps, Aufnahme u. a. für Phloridzin, Tyrosin, Hypoxanthin, Murexid, Gentianablau constatirt wurde.

Von in Wasser nicht oder kaum löslichen Stoffen wurde u. a. Aufnahme constatirt für Quarz und andere Gesteinsfragmente, Baryumsulfat, Bleisulfat, normales Kaliumphosphat, Zinnober, Indigo, Carmin, Calciumoxalat, Stärke, Krystalle von Vitellin, Alizarin, fettes Öl. Diese und die Erfahrungen mit lebenden Organismen lassen keinen Zweifel, dass wohl alle indifferenten Stoffe aufgenommen werden können. Thatsächlich gelangt auch Detritus verschiedenster Art in die Plasmodien, in welchen man u. a. auch kleinere oder grössere Zellfragmente und zuweilen ziemlich lange Stücke von Baumwollenfasern u. s. w. findet.

Wie schon bemerkt, verhalten sich Aethalium septicum und Didymium serpula nach eigenen und den in der Literatur vorliegenden Angaben wesentlich wie Chondrioderma difforme. Bei der Abhängigkeit der Aufnahme von mannigfachen Umständen ist es aber verständlich, dass jene in verschiedenen Experimenten mit derselben Art, ja sogar für zwei Äste desselben Plasmodiums ungleich ausgiebig werden kann und dass so bei nur beiläufigen Versuchen über solche Aufnahme auch ein ungünstiges Resultat erhalten werden kann. So ist es auch zu erklären, dass de Bary[1]) für Didymium serpula reichliche, für Chondrioderma difforme (Didymium Libertianum) keine oder minimale Aufnahme von Carminkörnchen fand, obgleich diese thatsächlich von dem letzgenannten Plasmodium sehr leicht und reichlich verschluckt werden. Ebenso ist aus dem wohl nur zufälligen Mangel von Fremdkörpern in Lycogala[2]) noch nicht auf Unfähigkeit für Aufnahme fester

1) Mycetozoen, 1864, II. Aufl., p. 94.

2) Pilze 1884, p. 487.

Körper zu schliessen, da Aufnahme bisher immer dann gelang, wenn die richtigen Bedingungen hergestellt waren. Solches hat auch in jüngerer Zeit Lister[1]) für Badhamia utricularis und Brefeldia maxima erwiesen. Auch scheinen Amöben[2]) sich wesentlich wie Plasmodien von Myxomyceten zu verhalten.

Da aber die Aufnahme in erster Linie von Eigenschaften und Thätigkeiten der Plasmodien abhängt, so kann jene natürlich mit diesen zurücktreten und solches Zurücktreten der Aufnahme muss schon unzureichende oder ungeeignete Bewegung erzielen. So ist die Existenz von Plasmodien nicht ausgeschlossen, die normal keine festen Körper verschlucken. Andererseits ist aber auch zu erforschen, ob z. B. der Mangel von Fremdkörpern in den Myxamöben[3]) wirklich auf Unfähigkeit für Aufnahme von festen Partikeln zurückzuführen ist.

B. Ausstossung.

Die festen Partikel gelangen, wie schon bemerkt wurde, der Regel nach durch die Hautschicht und die relativ ruhenden peripherischen Schichten des Protoplasmas in das strömende Körnerplasma, in dem sie mit fortgeführt werden. Allmählich werden die aufgenommenen Fremdkörper wieder ausgestossen, nachdem sie entweder dauernd im Protoplasma verblieben, oder nachdem sie inzwischen in Vacuolen übertraten. Letzteres trifft bei unlöslichen Körpern gewöhnlich nur einen kleineren, übrigens sehr verschiedenen Theil, und offenbar spielen hierbei Zahl der Vacuolen und andere zufällige Verhältnisse in nicht näher controlirter Weise mit. Dass dagegen Körper, welche im Protoplasma Lösung erfahren, in grösserer Zahl oder bei intensiver Lösung auch sämmtlich in Vacuolen erscheinen (vgl. folgende Abhandlung Taf. II, Fig. 1 u. 2), hat seinen Grund darin, dass eben durch die Auflösung die Entstehung von Vacuolen bedingt wird, wie das näher in der folgenden Abhandlung gezeigt werden soll. So kommt es auch, dass Stoffe, die Nährmaterial liefern können, häufiger in Vacuolen erscheinen. Doch ist solche Aufnahme, die ebenso reichlich indifferente sich lösende Stoffe trifft, durchaus nicht nothwendig, um als Nahrung zu

---

1) Annals of botany 1888/89, Bd. II, p. 5.

2) Vgl. Meissner in Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1888, Bd. 46, p. 498 und die dort citirte Literatur. Ferner Hofer, Experimentelle Unters. über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma, 1889, p. 53.

3) Vgl. de Bary, Pilze, 1884, p. 486.

dienen. Denn z. B. Kryställchen von Vitellin, todte Pollenkörner oder andere pflanzliche Fragmente, die offenbar zur Ernährung beitragen können, gelangen gelegentlich, während ihres ganzen Aufenthalts im Plasmodium, nicht in Vacuolen.

Das Ausstossen aus dem Plasmodium trifft in gleicher Weise die in Vacuolen und im Plasma liegenden Körper. Auch konnte ich keinen bestimmten Unterschied zwischen indifferenten und wahrscheinlich Nahrung liefernden Stoffen bemerken. Wenigstens wurden Baryumsulfat, Carmin, Indigo u. s. w. anscheinend nicht schneller aus dem Plasmodium entfernt, als Kryställchen von Vitellin, Stückchen von coagulirtem Albumin und todte oder lebende Pollenkörner und Sporen. Da aber noch nicht sicher ermittelt ist, in wie weit die letztgenannten Körper Nahrung liefern, muss doch dahin gestellt bleiben, ob besonders gute Nährmaterialien nicht bevorzugt zurückgehalten werden[1]. Jedenfalls wurden die oben genannten Stoffe ausgestossen, während sie noch organische Nahrung reichlich bieten konnten.

Als eine Folge der Tendenz, die Fremdkörper auszustossen, werden die Plasmodien allmählich von den fremden Einschlüssen befreit, sobald fernere Aufnahme ausgeschlossen ist, und die üblichen schleimigen Reste nebst den ausgegebenen Fremdkörpern kennzeichnen den Weg, welchen ein Plasmodium unter Wasser oder auf feuchtem Substrate zurücklegte. Nach 24 Stunden ist so die Zahl der Fremdkörper zumeist schon sehr weitgehend vermindert und nach 2 bis 4 Tagen pflegen dieselben ganz entfernt zu sein.

In diesem Ausstossen treten die eingeführten Fremdkörper in scharfen Gegensatz zu den geformten Bausteinen des Plasmakörpers, welche in diesem, trotz weitgehender Verschiebung in der räumlichen Lagerung, verharren, während todte Plasmatheile sich wiederum wie Fremdkörper verhalten, gleichviel ob dieselben durch locales Absterben im Plasmodium oder durch Einführen von aussen in unsere Organismen gelangten[2]. Offenbar müssen für dieses

---

1) In dieser Hinsicht geben auch die Beobachtungen von Lister (Annals of botany 1888/89, Bd. II, p. 7, 14) über Verdauungswirkungen im Plasmodium von Badhamia keinen bestimmten Aufschluss.

2) Damit soll durchaus nicht gesagt sein, dass alle im Protoplasma verharrenden geformten Körper Organe dieses sein müssen. Solche sind ja Öltröpfchen und Körnchen von Calciumcarbonat nicht, welche letzteren thatsächlich in vielen

Zurückhalten der lebendigen Bausteine, wie es auch nicht anders sein kann, bestimmte Wechselbeziehungen der Organe des Protoplasten entscheidend werden. Diese Erwägungen aber drängen auch die Frage auf, ob etwa irgend innere Wechselbeziehungen umgekehrt in Beziehung zum Ausstossen des Fremdkörpers stehen, und eine solche durch Reize vermittelte Beziehung ist natürlich noch möglich, wenn, wie es ja Thatsache, die Gestaltungen und Bewegungen des Plasmodiums die mechanischen Mittel der Ausführung liefern. Denn es fragt sich ja eben, ob diese mechanischen Mittel zum Zwecke des Ausstossens in bestimmte Bahnen gelenkt werden, oder ob die von den Fremdkörpern und ihren Wirkungen unabhängigen Gestaltungen und Bewegungen das Ausstossen der Fremdkörper je nach den zufälligen Constellationen mechanisch verursachen. Auf diese Fragen gerichtete Untersuchungen sind noch nicht angestellt und die derzeitigen Beobachtungen gestatten keine bestimmte Beantwortung. Ich erinnere deshalb nur daran, dass nicht nur die amöboid bewegten Plasmodien fortwährend Fremdkörper ausstossen können, sondern dass auch mit den zur Bildung des Fruchtkörpers führenden Gestaltungen eine Entfernung der fremden Inhaltskörper verknüpft zu sein pflegt[1]). Gleiches scheint aber überhaupt zuzutreffen, wenn die ausgebreiteten Plasmodien in Folge äusserer Anstösse oder innerer Ursachen zu compacteren Massen allmählich sich zusammenziehen. Doch ist damit ja immer eine Bewegung und Ge-

---

Plasmodien sehr reichlich gebildet werden und während des amöboiden Zustandes entweder nicht oder doch immer nur in beschränktem Maasse ausgestossen werden, während mit Bildung der Sporangien und mehr oder weniger auch bei Entstehung von Sclerotien diese Kalkkörnchen ganz oder zum grössten Theil entfernt zu werden pflegen. Es ist dies also ein Fall von einem relativen Zurückhalten an sich todter Massen, der um so mehr eine nähere Aufhellung fordert, als von aussen aufgenommene Kalkkörnchen, wie andere Fremdkörper, von dem Plasmodium ausgestossen werden. Vgl. Zopf in Schenk's Handbuch d. Botanik, 1887, Bd. III, 2, p. 72, 29; de Bary, Pilze, 1884, p. 456, 461, 463.

1) Vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 486; Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 94. Hierher gehört auch das von Kühne (Unters. über das Protoplasma 1864, p. 33, 48) beobachtete Ausstossen von Fremdkörpern aus Amöben in Folge elektrischer Reizung und plasmolytischer Wirkung, ebenso die von Zopf (Zur Morphologie und Biologie d. niederen Pilzthiere 1885, p. 18) erwähnte Ausgabe von Fremdkörpern aus Monadineen bei Mangel an Sauerstoff. (Vgl. auch Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen, Bd. II, p. 298.)

staltung verknüpft und ohne solche hört naturgemäss auch das Ausstossen von Fremdkörpern auf.

Die unmittelbare Beobachtung lehrt, dass die festen Körper entweder, in umgekehrter Richtung wie bei der Aufnahme, durch die Hautschicht dringen, welche sogleich hinter ihnen wieder zusammenschliesst, oder dass sie mitsammt einer Vacuole ausgestossen werden. In diesem Falle wird in der an die Peripherie gedrängten Vacuole die trennende Hautschicht dünner und dünner, bis endlich ein Einreissen in analoger Weise eine Entleerung des gesammten Inhalts nach aussen erzielt, wie bei anderen Pflanzen eine Überführung in den Zellsaft, durch Verschmelzung von Vacuolen mit diesem, erreicht wird.

Ist solches Einreissen wohl nur Folge rein physikalischer Verhältnisse, so wird doch die Beförderung an die Peripherie in jedem Falle durch die Bewegungsvorgänge im Plasmodium vermittelt. Wenn nun auch die peripherische Schicht des Plasmodiums nicht gerade Strömungsbewegungen bietet, so bedarf es doch mechanischer Arbeit, um die aufgenommenen Partikel weiter zu befördern und so ihr Ausstossen aus einer relativ consistenteren Masse zu erreichen. Zu diesem Zwecke sind nicht gerade auffällige Bewegungen in dem Aussenplasma nöthig, und auch unabhängig von der Strömung des Innenplasmas kann sich dieser Act des Hinausbeförderns vollziehen. Doch kann auch die in der Strömungsbewegung gebotene Energie thätig eingreifen und das tritt klar zuweilen dann hervor, wenn nicht zu kleine Partikel in zu enge Plasmodiumstränge getrieben werden und nun der Druck des aufgehaltenen Plasmastromes ein Hinausdrängen des Fremdkörpers veranlasst.

Aus diesen und anderen Erwägungen ist leicht zu verstehen, dass Form und Grösse der Fremdkörper einen Einfluss auf deren Entleerung haben können. Thatsächlich scheint das Ausstossen grösserer Partikel etwas schneller als das sehr kleiner von statten zu gehen, doch werden auch solche Fremdkörperchen entfernt, die kleiner als die Zellkerne und kaum grösser als die normal in dem Plasmodium vorhandenen Körnchen sind, deren Verbleib in dem Plasmakörper auch aus anderen Gründen nicht allein von ihren Dimensionen abhängig sein kann.

Nach den nur beiläufigen Beobachtungen scheinen unlösliche

Körper weit häufiger direct, als mit Hülfe von Vacuolen ausgestossen zu werden. Auch wenn sie in diese gelangten, ist doch ein directes Ausstossen möglich, da ziemlich häufig eine Rückbeförderung in das Protoplasma stattfindet. Es handelt sich ja beim Austausch mit Vacuolen im wesentlichen ebenso um Aufnahme oder Ausgabe fester Partikel, wie beim Austausch mit der das Plasmodium umgebenden Aussenflüssigkeit. Und wie auch bei Vacuolen mechanische Druckwirkungen zum Ziele führen, tritt z. B. dann klar hervor, wenn durch die Stromkraft Vacuolen deformirt und gezerrt werden[1]) und dabei gelegentlich ein fester Fremdkörper plötzlich in das Protoplasma oder auch umgekehrt in die Vacuole befördert wird. Wie schon gesagt, muss aber durchaus nicht jeder aufgenommene Körper einmal in eine Vacuole gelangen und bestimmte bleibende Nahrungsvacuolen[2]) gehen den Myxomyceten ab.

Aufnahme und Ausgabe fester Partikel wird von Myxomyceten in wesentlich analoger Weise ausgeführt, wie von Amöben[3]) und wenn bei anderen Rhizopoden[4]) in dem Erfassen und Einführen der Fremdkörper Pseudopodien in den Vordergrund treten, so handelt es sich immerhin doch nur um graduelle Verschiedenheiten. Entsprechend einer weitergehenden Differenzirung und Arbeitstheilung dienen in Infusorien sehr gewöhnlich nur bestimmte Stellen des Körpers zur Aufnahme und Ausgabe fester Körper und verschiedene Einrichtungen treten zum Zwecke der Herbeiführung und Einführung fester Nahrung hinzu[5]). Ob und in wie weit zu diesem Zwecke auch besondere Reizwirkungen in gegebenen Fällen eine Rolle spielen, ist noch nicht untersucht[6]). Da aber bekannt ist, wie selbst in nahe stehenden Organismen die Sensibilität wesentlich verschieden ausgebildet sein kann, ist wohl möglich, dass in anderen Arten von Myxomyceten Reize noch in anderer als in der früher besprochenen Weise für die Erreichung und Einführung fester Partikel mitwirken.

Die Bedeutung der Aufnahme fester Körper für die Ernährung der

---

1) Näheres darüber in Abhandlung II, Kap. V. Vgl. auch Taf. II, Fig. 7 u. 8.

2) Über Nahrungsvacuolen bei Infusorien vgl. Bütschli, Protozoa 1889, p. 1399, 1404.

3) Meissner, Zeitschrift für wiss. Zoologie 1888, Bd. 46, p. 498; Hofer, Experimentelle Unters. über den Einfluss d. Kerns auf das Protoplasma 1889, p. 53.

4) Bütschli, Protozoa 1889, 117, 444. Vgl. auch Famintzin, Beitrag zur Symbiose von Algen u. Thieren 1889, p. 28. (Separat. aus Mémoires d. l'Acad. d. St. Pétersbourg VII. sér., Bd. 36.)

5) Bütschli, l. c. p. 1399, 694, 1016.

6) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen, Bd. II, p. 645.

Myxomyceten ist noch nicht kritisch untersucht und kann hier nur andeutungsweise behandelt werden. Der Gewinn an Nahrung aus aufgenommenen festen Partikeln kann keinem Zweifel unterliegen und die anscheinend schon gelungene Ernährung von Myxomyceten in flüssigem Medium[1]) spricht natürlich nicht dagegen, dass nöthigenfalls diese Organismen in anderen Fällen ihre ganze Nahrung aus in fester Form eingeführten Körpern beziehen können und eine solche doppelte Ernährung ist ja schliesslich sogar bei höheren Thieren möglich[2]). Nach den Erfahrungen Lister's[3]) üben die Plasmodien von Badhamia eine verdauende Wirkung auf die in ihnen befindlichen Körper aus, und auch die allmähliche Lösung von aufgenommenen Vitellinkrystallen[4]) ist wohl geeignet, zur Ernährung der Plasmodien beizutragen. Öltropfen werden anscheinend in Chondrioderma weder emulgirt noch sonst verändert, und auch Stärke[5]) wird wenigstens nicht immer in Plasmodien angegriffen. Doch erklären sich die bezüglich der Stärke nicht übereinstimmenden Angaben vielleicht daraus, dass die Plasmodien specifisch und vielleicht auch nach Culturbedingungen verschiedene lösende Fähigkeiten entwickeln[6]). Kennen wir doch z. B. in Monas amyli einen den Schleimpilzen verwandten Organismus, der energisch lösend auf Stärke wirkt[7]). Ausserdem ist z. B. Vampyrella vorax[8]) auf Tödten und Verdauen kleiner Algen angewiesen, während sich z. B. Navicula spec. und Pandorina noch lebend erwiesen, als sie nach ungefähr 10stündigem Aufenthalt im Plasmodium vom Chondrioderma wieder ausgestossen wurden. Ob solches allgemein und für längere Zeit gilt, habe ich nicht untersucht. Uebrigens dürfte die Einführung lebender Organismen in Myxomyceten in mancherlei Beziehung nutzbar gemacht werden können, z. B. indem die fremden Organismen als physiologische Reagentien für Zustände im Plasma Verwendung finden. Auch schliesst sich hier z. B.

1) Vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 478. Ob Bacterien, die auch von Plasmodien aufgenommen werden können, fehlten, ist nicht mitgetheilt.

2) Vgl. auch Bütschli, l. c., p. 1016, 1399.

3) Annals of Botany 1888/89, Bd. II, p. 7. Ausserdem Metschnikoff, Centralblatt f. Bacteriologie 1889, Bd. V, p. 513.

4) Mehr davon in der folgenden Abhandlung.

5) Nach Wortmann (vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 487) wird in Aethalium septicum Stärke verändert. Dagegen sah Cienkowski (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III, p. 335) in Physarum album (Chondrioderma difforme) Stärkekörner unverändert sich erhalten und ebenso Lister (l. c. p. 5) in Badhamia utricularis, während verkleisterte Stärke verdaut wurde. Auch in Amöben halten sich nach Meissner (l. c., p. 502) Stärke und ebenso Öltropfen unverändert.

6) Nach Wortmann (Zeitschrift f. physiol. Chemie 1882, Bd. 6, p. 316) hat die Natur der Nährstoffe Einfluss auf Production von Enzymen durch Bacterien.

7) Vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 482.

8) Ebenda p. 481.

die Frage an, warum die früher genannten lebenden Organismen, wie im Allgemeinen alle Fremdkörper, ausgestossen werden, während z. B. die symbiotisch in Infusorien lebenden kleinen Algen in deren Plasmakörper dauernd verweilen. Es involvirt dieses übrigens eine allgemeine Frage, die mit Rücksicht auf die Organe der Plasmodien auch schon früher gestreift wurde.

II. Zellen mit Zellhaut.

A. Fähigkeit zum Austausch ungelöster Körper.

Vermöge der zähflüssigen Beschaffenheit gestattet das lebendige Protoplasma umhüllter Zellen, ebenso wie das der Plasmodien Aufnahme und Ausgabe fester Partikel[1]) und wenn beides seltener in hautumkleideten Zellen vorkommt, so ist das auf den Mangel der anderweitigen dazu nöthigen Bedingungen zu schieben. Thatsächlich ist ja auch in diesem Falle die leichte Darbietung beliebiger Fremdkörper ausgeschlossen, und wenn im Zellsaft geeignete feste Partikel vorhanden sind, so ist doch geringe Mächtigkeit des Protoplasmas oder der Mangel an geeigneten Bewegungskräften, die durch ihre Angriffsweise ein mechanisches Einpressen erzielen könnten, augenscheinlich oft die Ursache, dass ein Austausch von festen Körpern zwischen Protoplasma und Zellsaft häufig gar nicht beobachtet wird. Thatsächlich kann man aber einen solchen Austausch bei richtiger Auswahl der Pflanzen sicherstellen und unter entsprechenden Versuchsbedingungen gelang es auch, Fremdkörper mechanisch von aussen in den Protoplasmakörper zu pressen, resp. aus diesem zu entfernen.

Mit dem Nachweis solcher Fähigkeit und der Realität des Austausches fester Körper in concreten Fällen beschäftigen sich nun die folgenden Untersuchungen, in welchen zunächst analog wie bei den Beobachtungen an Myxomyceten nicht näher ins Auge gefasst ist, ob und in wie weit ein solcher Austausch Bedeutung in bestimmten Functionen der Protoplasten erlangte.

Eine solche Sicherstellung des Austausches fester Partikel war zunächst geboten, da bislang nur beiläufige Beobachtungen über

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. I, p. 41, 44; Osmot. Untersuchung. 1877, p. 160 und Hofmeister, Pflanzenzellen 1867, p. 77.

diesen Gegenstand vorlagen und Wakker[1]) eine Aufnahme oder Ausgabe fester Partikel in das Protoplasma umhüllter Zellen, freilich mit Unrecht, überhaupt leugnete. Merkwürdigerweise finden bei Wakker die bekannten Vorgänge an Plasmodien keine Erwähnung, deren Berücksichtigung von vornherein bestimmt darauf hinweist, dass nur unter Bedingungen, die nicht in jeder Zelle geboten sind, ein Austausch fester Partikel zu erwarten ist. An geeigneten Objecten treten denn auch in das Protoplasma Kryställchen von Calciumoxalat ein, die nach Wakker stets nur im Zellsaft vorkommen sollen. So sind thatsächlich meine[2]) auf den Austausch von Calciumoxalat, gerbsaurem Methylenblau u. s. w. bezüglichen Beobachtungen vollständig richtig und es ist wohl nicht zweifelhaft, dass auch andere Forscher, wie z. B. Velten[3]) und van Tieghem[4]) Einnahme oder Ausgabe fester Partikel durch den Protoplasmakörper gesehen haben. Ein entscheidender Werth ist freilich auf diese und andere Angaben nicht zu legen, die nicht aus speciell auf unsere Frage gerichteten kritisch gesichteten Versuchen entsprangen.

Der Übertritt fester Partikel in das Protoplasma ist natürlich sichergestellt, wenn Ausscheidungen, die im Zellsaft ihren Ursprung nehmen, fernerhin auch im Protoplasma zu finden sind. Solches wurde in unzweifelhafter Weise in einigen Pflanzen beobachtet, in deren Zellsaft Niederschläge durch Methylenblau oder durch Wasserstoffsuperoxyd, ohne eine Schädigung des Lebens, hergestellt werden können. Für die Versuche mit dem genannten Farbstoff dienten insbesondere Wurzelhaare von Trianea bogotensis (Taf. I, Fig. 6—8) und die in ähnlicher Weise Methylenblau speichernden Zellen der Wurzelhaube von Hydrocharis morsus ranae (Taf. I, Fig. 5). Bringt man diese Pflanzentheile in Wasser, welches 0,001—0,005 Proc. Methylenblau enthält, so findet man nach ½ bis 3 Stunden den Zellsaft mehr oder weniger tief blau gefärbt und in ihm eine gewisse Zahl blauer Körnchen, wahrscheinlich gerbsaures Methylenblau, aus-

1) Jahrb. f. wiss. Botan. 1888, Bd. 19, p. 468, 491 u. s. w.

2) Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen 1886, Bd. II, p. 188, 262, 297. Vgl. auch Pfeffer, Physiol. I, p. 41, 44.

3) Flora 1873, p. 97.

4) Annal. d. sciences naturell. 1875, VI. sér., Bd. I, p. 25.

geschieden[1]). Bei Faba vulgaris ruft, wie ich ebenfalls früher nachwies, Wasserstoffsuperoxyd in verschiedenen Zellen zunächst eine rothbraune Färbung hervor, die allein die Vacuolenflüssigkeit trifft, in welcher dann nach einiger Zeit das gelöste Oxydationsproduct sich mehr oder weniger weitgehend in braunrothen Körnchen und Körnchenaggregaten ausscheidet[2]). Ich benutzte wesentlich die Epidermis des Keimstengels (die Wurzelhaare ergaben übrigens analoges Resultat), indem ich Stücke dieses in 3- bis 5procentiges Wasserstoffsuperoxyd brachte und sobald rothbraune Fleckchen sich zeigten, Epidermisstreifen zur Beobachtung abzog. In Folge dieser Verletzung stellt sich nach einiger Zeit Protoplasmaströmung ein, welche in den beiden anderen Versuchsobjecten auch schon in den unverletzten Pflanzen vorhanden ist.

Diese so eingeführten und durch ihre Farbe stets leicht kenntlichen Fremdkörper entstehen also zunächst immer in der Vacuolenflüssigkeit und zwar ausser in der Hauptvacuole (dem Zellsaft) auch wohl in kleineren Vacuolen. Bei normal fortdauernder Protoplasmaströmung findet man dann nach ein oder einigen Stunden Zellen, in deren

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen 1886, Bd. II, p. 186, 207 u. Taf. II, Fig. 5. — In einem Theil der Wurzelhaare von Trianea bemerkte ich Abweichungen von dem früher von mir beschriebenen Verhalten. Hatte ich früher schon jüngere Haare gefunden, die eine nur mässige Speicherung von Methylenblau erzielten, so begegnete ich jetzt auch solchen, die sich in allen Phasen der Entwicklung nicht mehr merklich färbten. Nach der Speicherung blieb theilweise, früheren Erfahrungen entsprechend (l. c., p. 211), die Exosmose des Farbstoffes zweifelhaft, während in anderen Haaren schon nach einigen Stunden weitgehende Entfärbung eintrat. Als Resultat der aufnehmenden und ausgebenden Thätigkeit kam es bei manchen dieser zu gar keiner merklichen Blaufärbung, wenn sie in 0,0001-proc. Farbstofflösung verweilten, in der andere Haare reichlich Methylenblau speichern (l. c., p. 198). Es kommen also hier individuelle Differenzen vor, welche nicht gerade für diese Pflanze, jedoch schon für andere früher beobachtet worden waren (l. c., p. 286). Auch können solche Unterschiede nicht überraschen, da ich seiner Zeit zeigte, dass jederzeit, z. B. durch Säure, die Exosmose des gespeicherten Methylenblaus zu erreichen ist und darauf hinwies, wie ein entsprechender Stoffwechsel in der Zelle gleichfalls zur Exosmose führen muss, die in anderen Fällen in derselben Pflanze fehlen kann. Die Zellen des übrigen Wurzelkörpers und die der Wurzelhaube behielten an den bezüglich der Wurzelhaare abweichenden Wurzeln das gespeicherte Methylenblau in sich, wie ich es auch früher beobachtete.

2) Pfeffer, Beiträge zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 9, 24.

Protoplasma ein einzelnes oder ein Aggregat von Körnchen eingebettet ist. Öfters begegnet man einem solchen Falle erst nach Durchmusterung vieler Zellen, doch kam es auch vor, dass die Mehrzahl der Zellen farbige Fremdkörper in dem Protoplasma enthielt.

Allerdings ist es nicht in jedem einzelnen Falle ganz leicht zu sagen, ob ein Körnchen im Protoplasma liegt oder dem Zellsaft angehört, aber der Vacuolenwand adhärirt und so mit den Protoplasmaströmungen fortgeführt wird[1]. Doch trifft man bei richtiger Beobachtung immer Fälle, in denen jeder Zweifel über die Lagerung im Protoplasma ausgeschlossen ist, und bei mächtigeren Plasmaschichten, wie sie die Wurzelhaare von Trianea local öfters bieten, kann der Farbkörper auch ziemlich entfernt von der Vacuolenwand im Protoplasma liegen.

Ausserdem aber gestattet die Plasmolyse lebender Zellen eine weitere Entscheidung, wie es die Fig. 3 bis 6 (Taf. I) zeigen, welche sich auf Zellen mit fortströmendem Protoplasma beziehen. Fig. 5 stellt eine Zelle aus der Wurzelhaube von Hydrocharis, Fig. 6 ein Wurzelhaar von Trianea vor, beide mit 5 Proc. Salpeter plasmolysirt, während Fig. 3 das Stück einer Epidermiszelle aus dem Keimstengel von Faba nach sehr allmählicher Plasmolyse mit 8 Proc. Salpeter vorführt. Die Lage der blauen und braunrothen Körnchen in den Plasmasträngen (ein Theil ist mit *a* bezeichnet) gestattet auch auf's Genaueste zu controliren, dass sie nur im Plasma, nicht etwa in kleinen Vacuolen liegen. Freilich kommt solche Lagerung in farbigen oder farblosen Vacuolen vor und ist auch in Fig. 3 und in Fig. 6 zu erkennen.

In Fig. 3 ist der allerdings selten beobachtete Fall gezeichnet, dass während der Plasmolyse aus dem fortströmenden Plasma einige Körnchen des Oxydationsproductes nach aussen transportirt wurden und ihren vollendeten Übergang in die Salpeterlösung durch Beginn von Molekularbewegung kennzeichneten. Unter solchen Verhältnissen wurde auch direct beobachtet, dass aus sich verkleinernden Vacuolen

1) Dieses Mitschleppen adhärirender Partikel ist leicht (z. B. in Trianea u. s. w.) zu beobachten und lange bekannt. Vgl. z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II, p. 379; Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen Bd. II, p. 188, 218; Nägeli und Schwendener, Mikroskop II. Aufl., p. 390; Wakker, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIX, p. 445. Ebenso die an diesen Stellen citirte weitere Literatur.

einzelne braunrothe Körnchen in das Protoplasma übertraten. Wenn unter diesen Umständen auch die mit der Plasmolyse resp. der Volumabnahme u. s. w. verknüpften Constellationen für solche Übergänge begünstigend waren, so wird doch mit der Thatsache immerhin die Befähigung des Protoplasmas zum Austausch fester Partikel demonstrirt. Ausserdem aber wurde auch Austausch zwischen Zellsaft und Protoplasma, wie noch mitzutheilen ist, unter normalen Verhältnissen direct beobachtet und unter solchen treten ebenfalls die schon erwähnten Körnchen über, welche in dem Protoplasma der nicht plasmolytischen Zellen beobachtet wurden.

Nach dem Gesagten müssen sich nothwendig unsere Farbkörper in dem abgestorbenen Plasma finden, wenn durch plasmolytische Wirkung die Abtrennung der Vacuolenwand erreicht wird. Diese Thatsache wird auch durch die Figuren 2 (Stengelepidermis von Faba), ferner 7 und 8 (Wurzelhaare von Trianea) vorgeführt[1]), in denen einzelne Farbkörper ausserhalb des noch von der Vacuolenwand umschlossenen Zellsaftes theilweise direct im Plasma, theilweise in vacuolig erscheinenden Räumen liegen. Auch ist in Fig. 8 (bei *a*) ein blaues Körnchen aus dem todten Plasma in die umgebende Flüssigkeit gelangt.

Ist die plasmolytische Separirung dei Vacuolenhaut in vielen Fällen sehr geeignet, um über die Lagerung von Körpern im Zellsaft oder im Protoplasma Aufschluss zu geben, so kann sie doch ohne weitere Controle direct zu Irrthümern führen. Denn es kommt auch vor, dass die in dem Protoplasma zerstreuten kleinen Vacuolen gleichzeitig mit diesem oder doch frühzeitiger als die Vacuolenwand absterben und flüssiger und fester Inhalt jener in die abgestorbenen Plasmareste übertritt. In der That habe ich solchen Uebertritt der in kleinen Vacuolen enthaltenen Farbkörper sowohl bei Trianea, als auch bei Faba direct beobachtet und es trat dieses besonders evident hervor, wenn die Vacuolen zugleich gelösten Farbstoff enthielten. Uebrigens habe ich auch aus solchen Vacuolen bei Trianea Kryställchen von Calciumoxalat sich den Plasmaresten einverleiben gesehen. Derartiges kann sich aber auch einstellen, wenn nicht unter dem Auge des Beobachters das Absterben von statten geht, und thatsächliche Inhaltskörper kleiner Vacuolen würden dann hiernach als

---

1) Vgl. die Erklärung der Figuren. Zur Operation mit Faba wurde 10 proc. Salpeterlösung verwandt, während die Isolirung in den Wurzelhaaren von Trianea besser gelang, indem nach Plasmolyse mit 5 % Salpeter (mit Eosin gefärbt) das nach kürzerem oder längerem Stehen eintretende Absterben abgewartet wurde.

dem Protoplasma eingebettete Körper erscheinen. Dass bei Eingriffen Vacuolen unter Umständen neu entstehen, mag hier nur kurz erwähnt werden, da dieses mit dem Nachweis (vgl. folgende Abhandlung), dass Vacuolen überhaupt als Neubildungen in dem Protoplasma auftreten können, nichts Auffallendes enthält. Auch an die schon erwähnte Thatsache, dass feste Partikel unter Umständen erst während der Plasmolyse in das Protoplasma übertreten, mag hier nur kurz erinnert werden. — Die mit Bezug auf die plasmolytische Isolirung der Vacuolenwand gemachte Bemerkung WENT's[1]): »Es war bis vor Kurzem ganz unmöglich zu unterscheiden, ob die Stoffe, welche in der Pflanzenzelle gefunden werden, in der Vacuole oder im Protoplasma vorkommen«, kann doch wohl nicht ernstlich gemeint sein.

Abgesehen von dem Ausstossen bei plasmolytischem Absterben kommen übrigens thatsächlich in dem Protoplasma der Wurzelhaare von Trianea hier und da Krystalle von Calciumoxalat vor, und auch deren Aufnahme und Ausgabe wurde, wie später gezeigt werden soll, früher und neuerdings beobachtet. Gewöhnlich handelt es sich um kleine Krystalle, ganz vereinzelt finden sich aber auch grössere, und einen solchen Fall führt Fig. 4 (Taf. I) vor, in der nach Plasmolyse mit 5 Proc. Salpeter die Lage des Krystalles in dem noch strömenden Plasma unzweifelhaft zu erkennen ist. Oefters wurden auch Krystalle von Calciumoxalat in dem strömenden Protoplasma der Haare an Blatt und Stengel von Gesneria albiflora und vereinzelt in dem der Blattzellen von Vallisneria spiralis gefunden. Dagegen befand sich in den Haaren der Staubfäden von Tradescantia, der Blätter von Urtica dioica, Momordica elaterium, Lagenaria vulgaris, Cnicus benedictus, in den Wasserblättern von Sagittaria sagittaefolia und in Spirogyra setiformis das vorhandene Calciumoxalat nur in dem Zellsaft, obgleich in sämmtlichen Objecten Protoplasmaströmung thätig war. Indess mag auch hier wohl gelegentlich Eindringen von Krystallen in das Protoplasma stattfinden. In jedem Falle aber lehren die mitgetheilten Thatsachen, dass Calciumoxalat-Krystalle nicht allein im Zellsaft vorkommen, wie WAKKER[2]) will. Wie die ganz überwiegende Lagerung dieser Krystalle und ebenso anderer Fremdkörper im Zellsaft zu erklären ist, wird erst weiterhin besprochen werden. Hier mag nur noch daran erinnert werden, dass mit dem Nachweis des Austausches fester Partikel der Ort des Vorkommens nicht nothwendig die Bildungsstätte sein muss.

Da die mitgetheilten Thatsachen genügend sicherstellen, dass in normal thätigem Protoplasma feste Partikel zwischen Zellsaft und Protoplasma ausgetauscht werden können, hatte ich keine Veranlassung derartige Versuche weiter und etwa noch auf die Einführung anderer Fremdkörper auszudehnen. Als Resultat weniger eingehender Beobachtungen sei deshalb nur noch kurz Fol-

---

1) Jahrb. f. wiss. Botanik 1888, Bd. 19, p. 347.

2) Jahrb. f. wiss. Botan. 1888, Bd. 19, p. 426, 491.

gendes mitgetheilt. Bei Vorhandensein von Protoplasmaströmen fanden sich einzelne Körnchen von gerbsaurem Methylenblau im Protoplasma bei Vallisneria spiralis, während der reichliche blaue Niederschlag dieser Verbindung in Spirogyra setiformis[1]) nur im Zellsaft lag, und ebenso verhielt sich die durch Methylenblau erzielte krystallinische Ausscheidung in den Blattzellen von Elodea canadensis[2]). Ferner traf ich in dem Protoplasma der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica keine der farbigen Körnchen, welche in dem Zellsaft unter Umständen durch Wasserstoffsuperoxyd ausgeschieden werden[3]). In der Wurzel von Lemna und in den Wurzelhaaren von Azolla filiculoides, in welchen Protoplasmaströme fehlen, lagen die durch Methylenblau erzielten Niederschläge[4]) ebenfalls nur im Zellsaft.

Wie zur Aufnahme ist das Protoplasma auch zum Ausstossen fester Körper befähigt und auf diese Weise sind die in einem Augenblick im Protoplasma befindlichen Körper nach einiger Zeit vielleicht wieder sämmtlich in die Vacuolenflüssigkeit gelangt. Auf die unmittelbare Beobachtung dieses Vorganges komme ich noch zu sprechen, das Ausstossen nach aussen aus dem durch Plasmolyse contrahirten Protoplasma wurde aber schon für die Farbkörper mitgetheilt, welche in Zellen von Faba durch Einwirkung von Wasserstoffsuperoxyd entstehen (vgl. p. 165 und Taf. I, Fig. 3).

Andererseits ist aber auch ein Eindringen fester Partikel von aussen in das Protoplasma möglich und dürfte wohl als Folge mechanischen Druckes zu erzielen sein, sobald es gelingt, Fremdkörper zwischen Zellhaut und Protoplasma zu bringen, welches letztere bekanntlich durch osmotische Leistungen gegen die Zellwand gepresst wird[5]). Thatsächlich ist es mir gelungen, nach diesem Principe, also vermöge der Turgorkraft, Carminkörnchen durch die relativ ruhende Hautschicht ins Innere des Protoplasmas von Vaucheria pressen zu lassen (Fig. 1). Ferner nehmen bekanntlich zuweilen lebendige Organismen von aussen ihren Weg ins Innere fremder Zellen, ohne deshalb nothwendig das Leben des Protoplasten zu vernichten. So ist es z. B. bekannt, dass in lebendigen Zellen verschiedener sapro-

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 189, 218.

2) Ebenda, p. 223.

3) Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 11, 31.

4) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen, l. c., p. 212, 213.

5) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 161; Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen Bd. II, p. 308.

phytischer Pflanzen (Orchideen und anderen)[1]) Pilzfäden, in den Zellen der Wurzelknöllchen von Leguminosen Bacterien[2]) sich einnisten, und Räderthierchen finden sich dann und wann in den Fäden von Vaucheria[3]).

In dem schon erwähnten Versuch mit Vaucheria geminata wurde ein kurzes Fadenstück dieser Alge in 5 proc. Rohrzuckerlösung an einem Ende gekappt und dann sogleich in 10 proc. Zuckerlösung gebracht, in der Carmin in reichlicher Menge fein zertheilt war. Bei gleichzeitiger Hin- und Herbewegung gelang es so, eine Anzahl Carminkörnchen mit dem zurückweichenden Plasmakörper ins Innere des Zellhautcylinders zu bringen. Nun wurde bei ungefähr 30—31° C. mit 10 proc. Gelatine, die 9 Proc. Rohrzucker enthielt, die Zuckerlösung mitsammt dem Ueberschuss der Carminkörnchen entfernt und durch schnelle Abkühlung die Gelatineschicht auf den Objectträger zum Erstarren gebracht. Indem nun auf die Gelatineschicht öfters erneuerte Wasserschichten gebracht wurden, begann mit dem Auswaschen des Zuckers die Turgorausdehnung des erwähnten Protoplasten, der sich gegen die Gelatine hervorwölbte, in dieser aber nach gewisser Compression eine Wiederlage fand. Zwischen beiden waren nun Carminkörnchen eingekeilt, die zumeist wohl in die Gelatine sich etwas eindrängten, doch wurde in zwei Fällen auch ein Einpressen in den Protoplasmakörper beobachtet, der an der Wundstelle in üblicher Weise relativ frei von Chorophyllkörnern war und alle Eigenschaften eines lebenden Protoplasten zeigte[4]). Einer dieser Fälle ist in Fig. 1, jedoch mit Weglassung der umhüllenden Gelatine, abgebildet. Das mit *a* bezeichnete Carminkörnchen liegt deutlich im Protoplasma, während die mit *b* bezeichneten Körnchen diesem nur anliegen. In einem anderen Falle war ein Carminkörnchen zwischen Zellhautcylinder und Protoplasma gerathen und wurde ebenfalls mit Zunahme des Turgordrucks in das Protoplasma gedrängt.

Schon mit Vaucheria, die doch verhältnissmässig gut solche Verwundungen erträgt, gelingen diese Versuche nur schwierig und bei einzelnen derartigen Versuchen mit den Haaren von Heracleum sibiricum und Symphytum caucasicum kam ich zu keinem positiven Resultate. Noch weniger eigneten sich die Internodialzellen einer unbestimmten Nitella zu solchen Operationen.

Doch wird zweifellos durch eingehendere Studien dieser Art in obiger

---

1) Vgl. Johow, Jahrb. f. wiss. Botan. 1889, Bd. 20, p. 501 und die dort citirte Literatur.

2) Beyerinck, Botan. Zeitung 1888, p. 783.

3) Frank, Krankheiten d. Pflanzen 1880, 663; vgl. auch Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 449.

4) Vgl. Hanstein, Züge aus d. Biologie d. Protoplasmas in Bot. Abhandlung. Bd. IV, 1880, p. 46.

oder anderer Weise eine Technik auszubilden sein, die eine Einführung fester Körper in Zellen mit Zellhaut erleichtert. Erwähnt mag noch sein, dass ich ausserdem noch die Haare der obengenannten Pflanze mit 10—15 proc. Rohrzuckerlösung, die mit Asparagin oder mit Phloridzin gesättigt war, bei 32—35° C. plasmolysirte und dann schnell auf 4—5° C. abkühlte. Es schied sich allerdings nun Asparagin oder Phloridzin aus, die Krystalle entstanden aber sämmtlich ausserhalb der Zelle. Möglicherweise lassen sich auch durch chemische Umsetzungen Niederschläge zwischen Protoplasma und Zellhaut in plasmolysirten Zellen erzielen[1]).

B. Normaler Austausch ungelöster Stoffe in der lebenden Zelle.

Aufnahme und Ausgabe fester Partikel ist auch in normal lebensthätigen Zellen direct zu beobachten. Sehr geeignet sind zu diesem Zwecke die Wurzelhaare von Trianea bogotensis mit ihrem relativ mächtigen und schnell strömenden Protoplasma, in denen ich schon früher[2]) und in erneuten Versuchen den Vorgang dieses Austausches für Körnchen von gerbsaurem Methylenblau und für mittelgrosse Kryställchen von Calciumoxalat verfolgte. Im Ganzen sind die gefärbten und leichter wieder zu erkennenden Körnchen und Körnchenaggregate von gerbsaurem Methylenblau zu den Beobachtungen geeigneter, doch kann oft lange Zeit verstreichen, ehe sich einmal ein Austausch in unzweifelhafter Weise unter den Augen des Beobachters abspielt.

Die genannten Körper haften vielfach dem Protoplasma an und werden in bekannter Weise mit der strömenden Vacuolenwand am Wandbelag wie an Bändern mitgeschleppt, um dann und wann auch wieder in den Zellsaft zu fallen (vgl. p. 165). Gelegentlich dringt dann einmal ein Farbkörper oder ein Krystall während fortdauernder Bewegung durch die Vacuolenwand und das factische Eindringen wird besonders deutlich vorgeführt, wenn der Körper, bei relativ mächtiger Plasmaschicht, tiefer in diese getragen und so von der Vacuolenwand entfernt wird. Bewegungen, Form- und Lagenänderungen gestatten kaum, das allmähliche oder auch plötzliche Eindringen

1) Vgl. hierzu Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen Bd. II, p. 277, Anmerkung.

2) Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen 1886, Bd. II, p. 188, 297.

detaillirt zu verfolgen, welches offenbar durch mechanische Druckwirkungen erzielt wird, die aus geeigneter Constellation von Bewegungen und Widerständen resultiren. So auffällige Umwallungen wie in Myxomyceten, die übrigens auch aus gleichen Ursachen entspringen, scheinen bei der Aufnahme fester Partikel in das Protoplasma von Trianea zu fehlen. Aber abgesehen davon, dass in diesen nicht, wie bei Myxomyceten, der Angriff in einem directen Marschiren gegen den Fremdkörper besteht, gestattet auch wohl die geringere Cohäsion im Plasma von Trianea keine solche weitergehende Gestaltungen, wie sie die relativ ruhende Hautschicht der Myxomyceten erfährt. Auch sah ich einige Male in kleinen Vacuolen liegende blaue Körner (vgl. Taf. I, Fig. 6) während der mit der Strömung erzielten Formänderung der Vacuolen, also ähnlich wie unter gleichen Umständen in Plasmodien, in das Protoplasma gelangen.

Aber auch Ausstossen der blauen Körner sowie von Oxalatkrystallen in den Zellsaft habe ich wiederholt beobachtet. Es spielt sich dieses analog wie die Entfernung von Fremdkörpern aus Myxomyceten ab, indem die fremden Partikel durch die Strömungen bis an die Vacuolenhaut geführt und nun offenbar mechanisch in den Zellsaft getrieben werden. Wie in Plasmodien kann dieses bei mächtigerer Plasmaschicht geschehen, aber auch dann, wenn die festen Körper in enge Plasmastränge geführt waren.

Voraussichtlich treten auch gelegentlich Fremdkörper aus dem Protoplasma in kleinere Vacuolen über, doch habe ich diesen für Plasmodien beschriebenen Vorgang im Protoplasma von Trianea nicht direct beobachtet. Das Vorkommen der festen Körper in kleinen Vacuolen ist aber natürlich auch erreichbar, indem jene direct in den Vacuolen entstehen, oder indem kleine Vacuolen durch Abtrennung von dem Zellsaft ihren Ursprung nehmen. Wie solche Abtrennung findet bekanntlich auch Verschmelzung der kleinen Vacuolen unter sich und mit der Hauptvacuole statt, und in diesem Vorgang werden natürlich mit dem Wasser und dem gelösten Stoffe die festen Inhaltskörper aus Vacuolen in den Zellsaft geführt. Es geschieht dieses also in analoger Weise wie bei Plasmodien die Entleerung der Vacuolen und ihres Inhalts in die äussere Umgebung (vgl. p. 159).

Somit ist Aufnahme und Ausgabe fester Partikel keine aus-

schliessliche Eigenschaft der Plasmodien, in denen allerdings ein solcher Austausch der ganzen Sachlage nach in ausgedehnterer und auffälligerer Weise sich ausbilden kann. Der Vorgang selbst aber ist in Plasmodien und in von Zellhaut umkleideten Plasmakörpern nach Causalität und Formalität in der Hauptsache übereinstimmend. Und ermöglicht wird in allen Fällen der Austausch durch die plastischen Eigenschaften des ganzen Protoplasten und der Plasmahaut (innere und äussere), die sich hinter dem festen Körper unmittelbar wieder schliesst. Dieserhalb wird bei solchem Durchgang kein Weg für beliebige Körper oder für diosmotischen Austausch geöffnet, sowie man ja auch eine feine Nadel durch eine Kautschukplatte oder auch durch eine Ölschicht führen kann, ohne dass damit die angrenzende Flüssigkeit einen Weg findet[1]). Natürlich ist aber ein solcher Austausch fester Partikel, der sogar von der lebendigen Bewegungsthätigkeit abhängt, kein pathologisches Phänomen, wozu es Wakker stempeln möchte[2]).

Der Austausch indifferenter Partikel ist in den umhüllten Zellen offenbar ebenso und in principiell gleichem Sinne wie bei Plasmodien von mechanischer Pressung abhängig. Wie eine solche, sofern sie ausreichend ist, auch in ruhende Plasmakörper feste Partikel befördern kann, wurde schon experimentell mit Vaucheria dargethan. Gewöhnlich hängt indess, ebenso wie in Plasmodien, Aufnahme und Ausgabe von Protoplasmaströmungen ab, und ohne solche, also in relativ ruhendem Protoplasma, scheint in der That solcher Austausch normal nicht stattzufinden. Da ausserdem bei weitem die meisten der an der Vacuolenwand adhärirenden Farbstoffpartikel und Oxalatkryställchen nicht in das Protoplasma gelangen, kann aus dem Contact mit diesen indifferenten Körpern keine auf Aufnahme entscheidend hinarbeitende Wirkung ausgehen, mag man eine solche nun in irgend einem Reiz oder in mechanischen Folgen mangelnder oder vorhandener Benetzung suchen wollen.

Dass aus den Protoplasmaströmungen auf Einnahme oder Ausgabe von Partikeln hinarbeitende Druckwirkungen entstehen können,

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 41, 45; Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen Bd. II, p. 300, 308.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik 1888, Bd. 19, p. 468.

ist im Allgemeinen zwar leicht zu ersehen, jedoch im einzelnen Falle schwieriger auf die näheren Constellationen zurückzuführen. Eine weitere Discussion in dieser Hinsicht hätte auch kaum eine Bedeutung und beiläufig mag nur bemerkt sein, dass in einem Falle die nöthige Druckwirkung offenbar daraus entsprang, dass ein adhärirender Körper in den spitzen Winkel zwischen zwei convergirende Plasmastränge gerieth, die in gegenseitiger Annäherung begriffen waren. Begreiflicher Weise sind Plasmabelage und Plasmastränge von zu geringer Mächtigkeit der Aufnahme eines relativ ansehnlichen Fremdkörpers nicht günstig, während dadurch, wie schon bei Myxomyceten bemerkt wurde, das Ausstossen der in dem Protoplasma vorhandenen Fremdkörper begünstigt wird. Als Resultante dieser Verhältnisse ist demgemäss bei geringer Mächtigkeit des Protoplasmas ein Auffinden fester Partikel in diesem, selbst bei lebhafter Plasmaströmung, unwahrscheinlicher. Dementsprechend schob ich auch schon früher[1]) das ausschliessliche Vorhandensein der Fremdkörper, z. B. im Zellsaft der Spirogyra, auf die verhältnissmässig geringe Mächtigkeit des Protoplasmas und die bisherigen Erfahrungen sprechen entschieden dafür, dass neben lebhafter Bewegung die Mächtigkeit der Plasmamasse die Einführung fester Partikel aus dem Zellsaft begünstigt. Natürlich kann Form und Grösse auch bei an sich indifferenten Körpern eine Rolle spielen.

C. Neigung zum Ausstossen von Fremdkörpern und Hinweise auf specielle Fälle des Austausches.

Nach der Gesammtheit der empirischen Erfahrungen überwiegt, zunächst mit Rücksicht auf indifferente feste Körper, die ausstossende Thätigkeit derart, das selbst bei vorhandener Aufnahmethätigkeit im Protoplasma sich jeweils immer nur einzelne, im Zellsaft aber die überwiegende Zahl der festen Partikel findet. Diese Anhäufung verschiebt sich aber zu Gunsten des Zellsaftes um so mehr, je mehr die Aufnahmethätigkeit irgendwie zurückgedrängt wird, und damit wird es verständlich, dass gewöhnlich geradezu die Gesammtheit solcher indifferenter Körper wie Calciumoxalat oder die genannten

---

1) Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 189.

farbigen Ausscheidungen im Zellsaft angesammelt ist. Diese Ansammlung wird, abgesehen von anderen schon genannten Ursachen, durch ein Zurücktreten der Protoplasmaströmung augenscheinlich immer begünstigt, ebenso wie in den Plasmodien der Myxomyceten, unter sonst gleichen Umständen, mit verlangsamter Bewegung offenbar die Zahl der eingeschlossenen Fremdkörper abnimmt. Und da bei Mangel auffälliger Strömung bekanntlich immer noch Gestaltung und innerliche Lagenänderung in einem lebensthätigen Protoplasma fortdauern, so dürfte auch in einem relativ ruhenden Plasmakörper das gelegentliche Ausstossen indifferenter fester Einschlüsse fortbestehen, ohne dass die Wahrscheinlichkeit einer Einführung vorliegt. In gleichem Sinne wie den Myxomyceten dürfen wir also als Ausdruck der Erfahrungen allen Protoplasmakörpern die Tendenz zuschreiben, sich von indifferenten festen Partikeln zu befreien, und dem entsprechend verschwinden diese, wie leicht für Plasmodien zu erweisen ist, endlich ganz aus dem Protoplasma, wenn fernere Aufnahme ausgeschlossen ist.

Hinsichtlich der Causalität dieser Entleerung gelten allgemein die schon im Anschluss an die Myxomyceten angedeuteten Erwägungen (vgl. p. 157). Wir müssen es also unentschieden lassen, ob die aus den Bewegungen im Protoplasma zufällig entspringenden Constellationen (wie es wohl möglich ist) zu besagter Befreiung von festen Fremdkörpern genügen, oder ob ausserdem die Existenz dieser irgendwie Wirkungen erzielt, welche mechanische Bewegungen in eine der Entfernung förderlichen Weise anregen. Und umgekehrt muss auch die Frage auftauchen, ob nicht aus der Qualität bestimmter fester Körper Wechselwirkungen entspringen können, die deren Zurückhalten im Protoplasma erzielen. Ausser der damit erreichten Ueberwindung der Tendenz des Ausstossens (die ja bei Indifferentismus der Körper allgemein da ist) könnte vielleicht auch in concreten Fällen aus solchen specifischen Wechselwirkungen eine Begünstigung der Aufnahme bestimmter Körper hervorgehen. Im Grunde genommen handelt es sich, mit Rücksicht auf die veranlassende Wechselwirkung, um wesentlich analoge Fragen, wie sie auch hinsichtlich der von der Qualität des Stoffes und den specifischen Eigenschaften des Protoplasten abhängigen diosmotischen Aufnahme gelöster Körper zu erwägen sind, und auch für diese fordert

Zurückhalten (Anhäufung resp. Mangel von Anhäufung) jeweils eine causale Erklärung[1]).

Obige Erwägungen drängen sich aber nothwendig auf, sobald man bedenkt, dass thatsächlich kleinere und grössere geformte Bausteine des Protoplasten wie Mikrosomen, Zellkerne, Chromatophoren trotz schnellem oder langsamem Wechsel der Lage dauernd im Protoplasma verbleiben. Allerdings handelt es sich zunächst um Organe, aus deren functionellem Zusammenwirken die Leistungen des lebensthätigen Protoplasten resultiren, die also unter sich und mit dem gesammten Protoplasten in irgend welchen Wechselwirkungen stehen[2]). Indess wenn aus irgend solchen Beziehungen in allem Wechsel der räumlichen und gegenseitigen Lage der Zusammenhalt im Protoplasma[3]) und also Verhinderung des Ausstossens erreicht wird, muss auch als möglich und sogar als wahrscheinlich zugegeben werden, dass solcher Erfolg ebenfalls für fremde Körper eintreten kann, sofern aus deren Qualität entsprechende Wechselwirkungen im Protoplasma entspringen. Und thatsächlich lässt sich nicht behaupten, dass alle die im Protoplasten vorhandenen geformten Körper wirkliche Organe oder mit einem Organe verkettete Körper vorstellen[4]). Jedenfalls kann auf Organ-Natur weder aus solchem Verbleib im Protoplasma, noch aus dauernder Existenz geschlossen werden, da ja thatsächlich mancherlei einfache Stoffwechselproducte an dem Orte ihrer Ablagerung dauernd verharren.

Die eben discutirten Fragen wurden bisher noch nicht in präciser

---

1) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 301, 304; Physiologie Bd. II, p. 44.

2) Im allgemeinsten Rahmen ist auch an das Abstossen unbefruchteter Blüthen und an analoge Fälle zu erinnern, in welchen das Abwerfen eine Folge des Fehlens der normalen Thätigkeit ist.

3) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 86.

4) Dahin gehören z. B. die schon (p. 157) erwähnten Körnchen von Calciumcarbonat, deren energisches Ausstossen wenigstens anscheinend erst mit Aufgabe des beweglichen Plasmodiumzustandes beginnt. Auch verharren im Protoplasten anderer Pflanzen augenscheinlich öfters Öltropfen. — Sicherlich wird geringe Grösse wohl allgemein begünstigend für den Verbleib im Protoplasma sein, doch müssen noch andere Momente mitspielen, da z. B. die Zellkerne oder die Chlorophyllkörner oft die Grösse der ausgestossenen Fremdkörper übertreffen.

Form aufgeworfen und so fehlt es begreiflicher Weise an Untersuchungen, die eine bestimmte Einsicht gestatten. Übrigens dürften die Plasmodien von Myxomyceten wohl am besten zur Prüfung gewisser einfacher Verhältnisse aus naheliegenden Gründen geeignet sein.

Lassen auch immerhin verschiedene Erfahrungen Wechselwirkungen der besprochenen Art vermuthen, so würde doch bei der derzeitigen Sachlage eine weitere Discussion zu keinem sicheren Resultate führen. So mag hier nur noch daran erinnert werden, dass z. B. in manchen Infusorien aufgenommene kleine Algen in symbiotischer Vereinigung (also analog wie die ja auch autonomen Chlorophyllkörper in den zugehörigen Pflanzen) verharren, während das Plasmodium von Chondrioderma eingeführte kleine Algen und ebenso auch die Chlorophyllkörper von Funaria wieder auszustossen pflegt. Natürlich gehört in den Rahmen der hier aufgeworfenen Fragen auch die Aufhellung der Ursachen, welche in sexuellen und asexuellen Vorgängen die Ausstossung bestimmter Plasmatheile oder die Vereinigung von Protoplasmakörpern, resp. die Verhütung von Verschmelzungen bedingen. Bezüglich der Myxomyceten wurde schon darauf hingewiesen, dass wohl die Plasmodien derselben Art, nicht aber die verschiedener Arten miteinander verschmelzen.

Die Kenntniss des Vorganges und der Bedingungen beim Austausch indifferenter fester Körper ist jedenfalls als Grundlage nothwendig, um in die Verhältnisse forschend eindringen zu können, welche im Dienste des Organismus zu besonderen Vorgängen und Leistungen führen. Übrigens erscheint schon das Ausstossen von Fremdkörpern als eine zweckentsprechende Einrichtung, um das Protoplasma von unnützem fremden Ballast zu befreien, und in gegebenen Fällen mag wohl auch die Überführung in das Protoplasma oder in den Zellsaft dazu dienen, um Körper (ebenso auch gelöste) Umsetzungen zu entziehen oder zu unterwerfen[1]. Aus der Thatsache des Austausches folgt selbstverständlich, dass der Ort des Vorkommens räumlich getrennt von dem der Bildung (analog wie bei gelösten Stoffen) liegen kann. Es bedarf also in jedem Falle besonderer Studien oder Anhaltepunkte, um zu entscheiden, ob ein

---

1) Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge, l. c., p. 83.

etwa im Zellsaft angetroffener Körper auch in diesem seine Entstehung nahm.

Kann es bei der derzeitigen Sachlage auch nicht unsere Aufgabe sein, bekannte Thatsachen unter obigen Gesichtspunkten einer näheren Discussion zu unterziehen, so dürfte es doch geboten sein, wenigstens einige bezügliche Beobachtungen hier kurz anzudeuten.

Abgestorbene Plasmamassen scheinen, wie aus Plasmodien (p. 157), auch aus anderen Protoplasmakörpern ausgestossen zu werden. Wenigstens sprechen dafür Erfahrungen über die Wirkung von Bismarckbraun auf die Wurzelhaare von Trianea. Bei richtig geleiteter Einwirkung werden nämlich local gewisse Plasmaportionen desorganisirt und dann mit der Zeit aus dem fortströmenden Protoplasma in den Zellsaft ausgestossen [1].

Um solche Ausstossung zu veranlassen, dürfte aber weitgehende Desorganisation des Protoplasmas nothwendig sein. Dem entsprechend scheint es nach Pringsheim [2] in Nitella zu keinem Uebergang in den Zellsaft zu führen, wenn durch intensives Licht die Chlorophyllkörper entfärbt und nun in der Protoplasmaströmung mit fortbewegt werden. Ebenso scheint eine Verwandlung von Chlorophyllkörpern in andere Chromatophoren eine Ausstossung aus dem Protoplasma nicht nothwendig zur Folge zu haben.

Mehr oder weniger gehört wohl auch hierher die Ausstossung oder auch Abtrennung der sich im Zellsaft häufig vacuolisirenden Plasmaportionen, wie solche durch Einwirkung von Methylviolett und Fuchsin [3], ferner in theilweise ähnlicher Weise durch Ammoniak, Temperaturextreme, elektrische Entladungen und andere Einwirkungen [4] erreichbar ist. Diese Vorgänge hängen übrigens mit Entstehung und Verschmelzung von Vacuolen zusammen, die an dieser Stelle nicht näher zu behandeln sind. Es mag deshalb nur an die Thatsache erinnert werden, dass Vacuolen mit heterogenem Inhalt nicht immer mit einander verschmelzen und dem entsprechend auch in den Zellsaft Farbstoff oder Gerbsäure [5] enthaltende Vacuolen sich separirt erhalten können. Nach den Beobachtungen von Klebs [6] werden übrigens in Zygnema Gerbsäurebläschen bei entsprechender Einwirkung von Methylviolett aus dem Protoplasma nach aussen, also gegen die Zellwand hin, ausgestossen.

Stärkekörner. Diese liegen bei ihrer Entstehung jedenfalls im Protoplasma und so lange sie mit den Stärkebildnern (einschliesslich der Chlorophyllkörper) verkettet sind, ist wohl an einen Übertritt in den Zellsaft nicht

1) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen Bd. II, p. 262.
2) Jahrb. f. wiss. Botan. 1879-81, Bd. XII, p. 333.
3) Pfeffer, l. c., p. 250, 255, 264.
4) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 386 ff.
5) Klercker, Studien über die Gerbstoffvacuolen 1888, p. 45.
6) Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 376.

zu denken. Ob aber etwa ein Losreissen von den Stärkebildnern und damit ein Ausstossen aus dem Protoplasma vorkommt, ist bisher nicht kritisch untersucht. Auf frühere Angaben über Vorkommen von Stärkekörnern im Zellsaft[1]) ist um so weniger Gewicht zu legen, als leicht der Anschein solcher Einbettung erreicht wird, wenn die Körner mit dünner Plasmaschicht überzogen in den Zellsaft vorspringen. Uebrigens werden im Plasmodium Stärkekörner wie andere indifferente Körper aufgenommen und ausgestossen.

Krystalloide. Proteïnkrystalle sind in Zellkern, Chromatophoren, Cytoplasma und Zellsaft beobachtet worden[2]). Zwischen Zellsaft und Cytoplasma soll nach van Tieghem[3]) ein Austausch von Krystalloiden stattfinden. Ein solcher ist für Zellkern und Chromatophoren noch nicht beobachtet und es bleibt (ebenso wie für Stärkekörner) noch fraglich, ob diese geformten Körper aus den genannten Organen gelegentlich ausgestossen werden.

Calciumoxalat. Wie schon besprochen wurde, liegen diese Krystalle gewöhnlich im Zellsaft, können indess auch in das Protoplasma aufgenommen werden. Demgemäss entscheidet die einfache Constatirung des Fundorts nicht unbedingt über den Ort der Entstehung. Die Oxalsäure wenigstens dürfte wohl zumeist (vielleicht stets) in den im Protoplasma sich abspielenden Processen ihren Ursprung nehmen und dann von hier nach aussen, wie bei Peziza sclerotiorum[4]) und anderen Pflanzen, oder in die Vacuolenflüssigkeit secernirt werden. Mag nun für gewöhnlich in letzterer erst das Calciumoxalat entstehen, so ist damit doch möglich, dass in anderen Fällen schon innerhalb des Protoplasmas das Zusammentreffen mit Kalksalzen eintritt.

Ausser den schon mitgetheilten directen Beobachtungen sprechen übrigens noch einige andere Thatsachen für gelegentliche Einbettung von Calciumoxalat in das Protoplasma[5]). So die häufige Umhüllung von Krystallen dieses Stoffes mit einem Cellulosehäutchen[6]) und die sich anschliessende Bildung der Rosanoff'schen Drusen[7]). Für die Fähigkeit des lebenden Protoplasten, in sich Krystalle eindringen zu lassen, theilt Wakker, der, wie bemerkt, das Vorkommen von Calciumoxalat im Protoplasma ganz leugnet, selbst ein Beispiel mit, indem er beobachtete, dass bei Anthurium Hookeri in Folge plas-

---

1) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 381, Pfeffer, Physiol. II, p. 41.

2) Lit. vgl. Zimmermann, Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle 1887, p. 63—80; Leitgeb, Mittheil. a. d. botan. Institut in Graz 1888, Heft 2, p. 113; Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 467.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI. sér., Bd. I, p. 25.

4) Vgl. de Bary, Bot. Zeitung 1886, p. 403; Morphol. u. Biologie d. Pilze 1884, p. 11.

5) Vgl. auch Kohl, Kalksalze u. Kieselsäure i. d. Pflanze 1889, p. 38.

6) Vgl. Kohl, l. c., p. 38, 89.

7) Kohl, l. c., p. 32, 82. Hier werden auch die Angaben Wakker's über die Entstehung dieser Drusen widerlegt.

molytischer Zusammenziehung sich einzelne Raphiden durch das Protoplasma bohrten[1]). Ein solches Durchbohren des Protoplasmas und selbst der Zellwand wurde übrigens als eine Folge vom Wachsthumsvorgängen schon von Vöchting[2]) und anderen Forschern[3]) angenommen. Eine Spedirung von Oxalat durch den Protoplasmakörper muss auch bei Citrus stattfinden, um den zunächst im Zellsaft liegenden Krystall an die Zellwand zu befördern, wo er dann durch Ausscheidung von Cellulose der Zellwand eingebettet wird[4]).

Öl, Wachs, Harz. Für diese Stoffe, die bekanntlich zum Theil als Excrete sich verhalten, herrscht weder über den Bildungsort, noch über etwaigen Austausch derselben genügende Klarheit. Die nachgewiesene Fähigkeit der Plasmodien, grössere und kleinere Öltropfen leicht aufzunehmen und auszugeben, muss es übrigens wahrscheinlich machen, dass solcher Austausch auch in anderen Zellen stattfinden kann.

Für Wachs wurde durch de Bary[5]) wahrscheinlich gemacht, dass es durch Secretion in die Cuticula gelangt. Auf solche Weise dürften auch, ausser durch Metamorphose der Zellhaut, fett- und harzartige Stoffe in Drüsenhaaren nach aussen gelangen[6]). Auch sprechen Beobachtungen dafür, dass die Harzgänge wenigstens einen Theil ihres Inhaltes durch Secretion von Balsam aus angrenzenden Zellen zugeführt erhalten[7]).

Mögen fette Öle, wie es scheint, im Protoplasma ihren Ursprung nehmen[8]), in welchem sie vielleicht nie ganz fehlen, so ist doch gelegentliche Ausscheidung aus jenem kaum zu bezweifeln. Sofern der Milchsaft dem Zellsaft entsprechen sollte[9]), müssen, Entstehung im Protoplasma vorausgesetzt, aus

---

1) Wakker, l. c., p. 440.

2) Histologie u. Entwicklungsgeschichte von Myriophyllum 1872, p. 14. (Separat. aus Nova acta etc. Bd. 36.)

3) Vgl. Kohl, l. c., p. 93, 164.

4) Pfitzer, Flora 1872, p. 118; Wakker, l. c., p. 432; Kohl, l. c., p. 88. — Auf solche Weise gelangen aber keineswegs alle Oxalatkrystalle in die Zellwand, wie es meist angenommen zu werden scheint (vgl. auch Kohl, l. c., p. 71). In der Epidermis der Blätter von Sempervivum tectorum und calcareum, sowie in den Zweigen von Taxus baccata konnte ich leicht feststellen, dass die Kryställchen innerhalb der Zellhaut und theilweise in weitem Abstand vom Protoplasma entstehen und auf ihre endliche Grösse heranwachsen.

5) Vergleichende Anatomie 1877, p. 92.

6) Behrens, Bericht d. Botan. Gesellschaft 1886, p. 400. Ähnliche Angaben schon bei Hanstein. Vgl. dazu de Bary, l. c., p. 98.

7) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 27.

8) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 2; Borodin, Botan. Zeitung 1878, p. 548 (für Vaucheria); Wakker, Jahrb. f. wiss. Botanik 1888, Bd. 19, p. 475 ff.

9) Vgl. übrigens Berthold, l. c., p. 30.

diesem die Öltropfen ausgeschieden werden. Ob das fette Öl in der Stoffwanderung als solches seinen Weg von Zelle zu Zelle nehmen kann, ist wohl möglich, doch nicht erwiesen[1]. Uebrigens ist zu beachten, dass ein Öltropfen gleichsam wie eine Vacuole in dem Protoplasma liegt und ein Hinzufügen von Öl ebenso gut eine Ausscheidung aus dem Protoplasma bedeutet, wie die Ueberführung von festen oder flüssigen Stoffen in Vacuolen. Und im gleichen Sinne wie solche oder wie auch feste Körper in den Zellsaft übertreten können, ist auch z. B. der Uebergang von Ölkörpern der Lebermoose in den Zellsaft aufzufassen. Am Wesen der Sache ändert es nichts, wenn dabei um Ölmassen, oder ebenso um Krystalle ein plasmatisches oder wenigstens aus Proteïnstoffen bestehendes Hüllhäutchen verbleibt[2].

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 336; Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 308. — Inzwischen wurde in meinem Institute durch Herrn R. H. Schmidt nachgewiesen, dass Schimmelpilze direct durch Öl und Ölsäure ernährt werden können. Ferner wurde constatirt, dass Ölsäure durch die Zellhaut in lebendige Protoplasten gelangen kann, die anscheinend emulgirend wirken, während solche Wirkung in den bisherigen Versuchen für Plasmodien nicht hervortrat.

2) Die Frage über Entstehungsort und Übertritt von Öl bedarf erneuter Untersuchung. Wakker (l. c.) hat die Frage nicht in ihrem Umfange und ihrer Bedeutung aufgefasst und seine Beobachtungen sind schon deshalb unzureichend, weil Fundort und Bildungsort, unter Annahme eines mangelnden Austausches ungelöster Körper zwischen Protoplasma und Zellsaft, identificirt werden. Auch ist wohl nur unter dem Einfluss der Annahme der Autonomie der Vacuolenwand die jedenfalls unzulässige Auffassung entstanden, dass bei Umhüllung mit irgend einem proteïnstoffhaltigen Häutchen eine Körpermasse noch als in dem Protoplasma eingebettet anzusehen sei. Dann wären ebenso bei oft gleicher Umhüllung die im Zellsaft liegenden Oxalatkrystalle consequenterweise als Inhaltskörper des Protoplasmas anzusprechen. — An dieser Stelle mögen auch einige Worte über die Proteïnkörner Platz finden, da in der bezüglichen Darstellung Wakker zu übersehen scheint, dass er die Eiweissstoffe ebensowohl, wie ich es annahm, in Vacuolenflüssigkeit sich ansammeln lässt, und seine Annahme erst darin differirt, dass er die Vacuolen als formbildende Räume schon vor den Proteïnkörnern da sein lässt, während ich eine nachträgliche Separation des in grösseren Vacuolen gesammelten Inhalts supponirte, bei welcher übrigens die Plasmabänder in die proteïnstoffreiche Zwischenmasse einzutreten haben. Es ist übrigens möglich, dass Wakker Recht hat, oder dass auch beides vorkommt, und so sich die wieder in meinem früheren Sinne lautenden Resultate von Lüdtke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 21, p. 62) erklären. Ein Irrthum meinerseits wäre verzeihlich, da zur Zeit jener Untersuchungen die heutigen technischen Fixirmethoden noch nicht ausgebildet waren und auch die zu Grunde zu legenden Vorstellungen über den Protoplasmakörper und die umschlossenen Organe die heutige präcisere Form noch nicht angenommen hatten.

IV. Zusammenfassung einiger Resultate.

Das Plasmodium vermag ebenso indifferente als auch zur Ernährung nutzbare, ungelöste Fremdkörper aufzunehmen und u. a. auch Öltropfen sowie lebende Organismen zu verschlucken. Ferner werden auch lösliche Körper in gesättigter Lösung verschlungen, sofern diese nicht die Bewegungsthätigkeit zu sehr beeinträchtigt.

Die aufgenommenen Fremdkörper bleiben entweder dem Protoplasma eingebettet oder gelangen in Vacuolen, aus welchen sie auch umgekehrt in das Protoplasma des Plasmodiums zurücktreten können.

Beim Ausstossen treten die Fremdkörper entweder direct aus dem Protoplasma des Plasmodiums nach aussen oder werden durch Einreissen der an die Peripherie gelangten umschliessenden Vacuole mitsammt der Vacuolenflüssigkeit entleert.

Aufnahme und Ausgabe werden durch die active Bewegungsthätigkeit des Plasmodiums und den Widerstand der Fremdkörper erzielt. Mit der fortschreitenden Bewegung des Plasmodiums erlischt deshalb im Allgemeinen die Aufnahmethätigkeit, während das Ausstossen in den auf Abrundung zielenden Formänderungen noch fortdauern kann.

Solche mechanische Durchpressung ungelöster Körper wird durch die plastische Beschaffenheit des Protoplasmas ermöglicht, welches immer sofort hinter dem passirenden Körper zusammenschliesst und mit solchem Durchgang also keinen Weg für gelöste Stoffe eröffnet.

Vermöge solcher plastischen Beschaffenheit sind auch die von Zellhaut umschlossenen Protoplasten zur Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper befähigt, und thatsächlich kann auch in diesen Zellen solcher Austausch durch die geeigneten mechanischen Bedingungen erzielt werden. Da aber z. B. eine geeignete Bewegungsthätigkeit öfters fehlt und ferner z. B. der Aufnahme und dem Verweilen von Fremdkörpern im Protoplasma eine geringe Mächtigkeit dieses letzteren ungünstig ist, spielt sich nicht in allen Zellen ein solcher Austausch in merklicher Weise ab.

Aus solchen Erwägungen ist auch zu verstehen, warum in den hautumkleideten Zellen die festen Körper gewöhnlich im Zellsaft liegen und sich in diesem selbst dann befinden, wenn sie dereinst

dem Protoplasma eingebettet waren. Übrigens befreien sich auch die Plasmodien sachgemäss von Fremdkörpern, wenn aus irgend welchen Ursachen die Aufnahmethätigkeit zurücktritt.

Ob und in wie weit der Austausch ungelöster Körper bestimmten Functionen und Zwecken im Organismus dienstbar gemacht ist, wird von Fall zu Fall entschieden werden müssen. Jedenfalls aber muss mit der Realität des Austausches ein im Zellsaft vorhandener fester Körper nicht nothwendig in diesem entstanden sein.

Scheint beim Austausch ungelöster indifferenter Körper eine Reizwirkung nicht nothwendig, so dürften doch in anderen Fällen bestimmte Wechselwirkungen im Spiele sein, welche ja z. B. auch nothwendig sind, um in allem Wechsel dennoch den Zusammenhalt der differenzirten Organe mit und in den Protoplasten zu erhalten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Vaucheria geminata (Vauch.). Vgl. den Text p. 169. Der Protoplasmakörper war innerhalb des Schlauchs durch die Plasmolyse in zwei Partien separirt worden (250/1).

Fig. 2. Epidermiszellen aus dem Keimstengel von Vicia faba, nach der Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd (p. 166) plötzlich mit 10proc. Salpeterlösung behandelt. In dem abgestorbenen Protoplasma finden sich einzelne farbige Körper, die meisten sind aber in den in zwei Vacuolen separirten Zellsaft neben etwas gelöstem Farbstoff enthalten und haben sich, der Schwere folgend, zusammengehäuft (520/1).

Fig. 3. Stück einer Epidermiszelle des Keimstengels von Vicia faba. Nach Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd allmählich durch 8proc. Salpeterlösung contrahirt, enthält das noch strömende Protoplasma farbige Körnchen in sich, während einige nach aussen ausgestossen wurden (p. 165) (1000/1).

Fig. 4. Wurzelhaar von Trianea bogotensis nach langsamer Plasmolyse mit 5 % Salpeter. In dem noch strömenden Plasma liegt bei *a* ein ansehnlicher Krystall von Calciumoxalat (250/1).

Fig. 5. Zelle aus der Wurzelhaube von Hydrocharis morsus ranae. Nachdem die Wurzel 18 Stunden in 0,0002proc. Methylenblau verweilt hatte, wurde ein Stück Wurzelhaube mit 5 % Salpeter behandelt, bei *a* liegen blaue Körnchen im Protoplasma (350/1).

Fig. 6, 7, 8 beziehen sich auf Wurzelhaare von Trianea bogotensis, die zunächst 1 bis 5 Stunden in 0,001proc. Methylenblau verweilt hatten (350/1).

Fig. 6. Nach langsamer Plasmolyse mit 5 % Salpeter. In dem strömenden Plasma liegen bei *a* blaue Körnchen. Bei *b* sind solche in kleinen Vacuolen enthalten.

Fig. 7 und 8. Ein bis zwei Stunden nach Einbringen in 5 % Salpeter (mit Eosin gefärbt) ist das Protoplasma bis auf die Vacuolenhaut abgestorben. Blaue Körnchen liegen bei *a* (Fig. 8) ausserhalb des Protoplasmas, bei *b* im todten Plasma und bei *c* in vacuolenartigen Räumen. Die rothe Färbung des Plasmas ist nicht gezeichnet.

Inhaltsübersicht.

ZUR KENNTNISS

DER

PLASMAHAUT UND DER VACUOLEN

NEBST BEMERKUNGEN

ÜBER DEN

AGGREGATZUSTAND DES PROTOPLASMAS

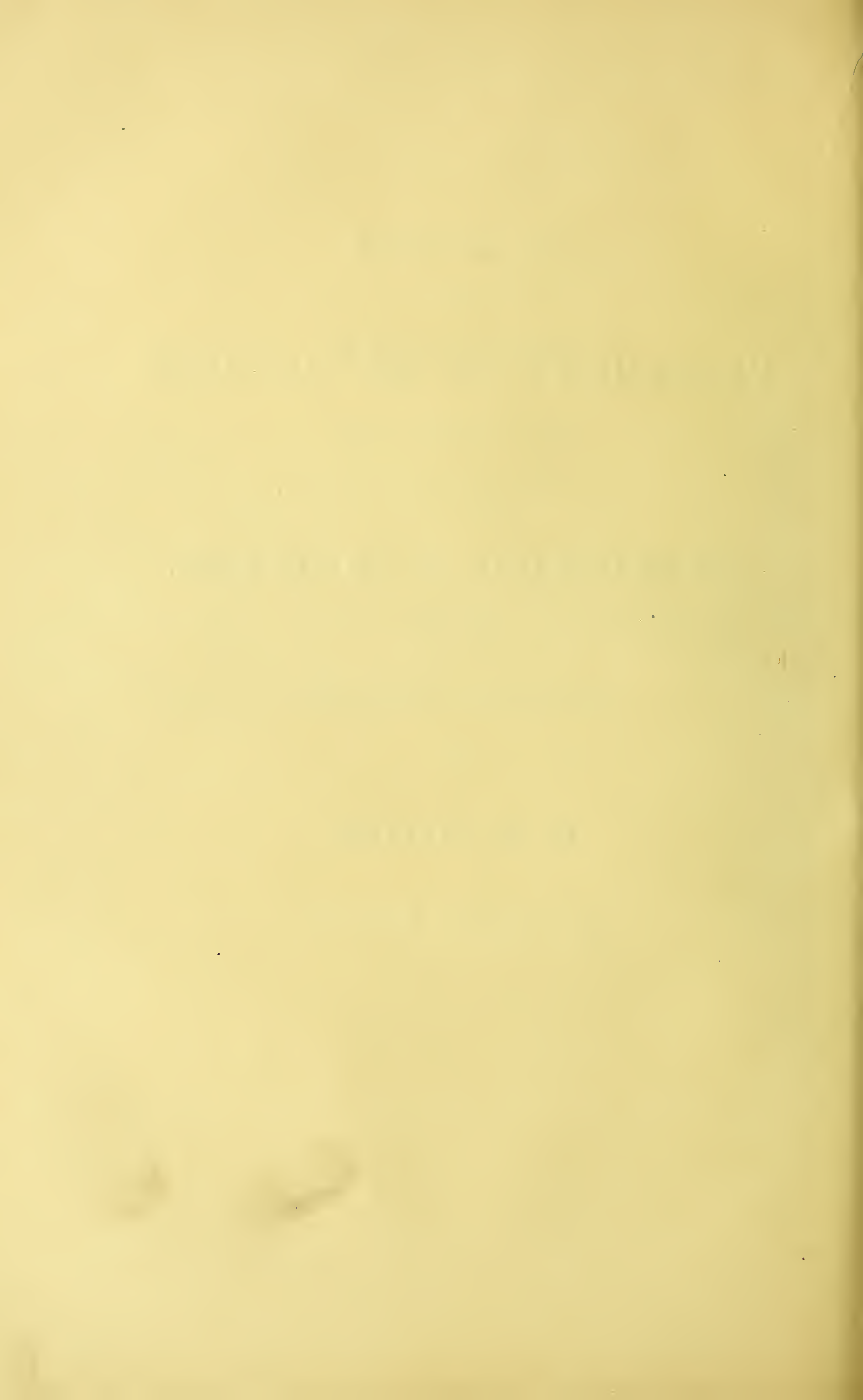
UND ÜBER

OSMOTISCHE VORGÄNGE

VON

DR. W. PFEFFER.

MIT TAFEL II UND 1 HOLZSCHNITT.



I. Einleitung.

Als ich in früheren Studien[1]) Existenz und functionelle Bedeutung der Plasmahaut behandelte, war dieses, wie auch betont wurde, möglich, ohne dass in die Entstehung der Plasmahaut eine völlige Einsicht gewonnen war. In genetischer Hinsicht hielt ich übrigens die Plasmahaut für ein Differenzirungsproduct aus der Leibessubstanz des Cytoplasmas, das sich an der ganzen Oberfläche mit einer Schicht besonderer Qualität, der Plasmahaut, umkleidet. Die Plasmahaut ist demgemäss stets und continuirlich als Abgrenzung sowohl gegen die Vacuolen, als gegen die Zellhaut als ein selbst plastisches und lebendiges Organ des lebenden Protoplasmakörpers vorhanden, weil sie in und mit der freien Oberfläche die Bedingungen für ihre Entstehung und Erhaltung findet, so dass also die Baumaterialien mit der Entfernung von der Grenze sich wieder im Protoplasma vertheilen.

Im Gegensatz zu solcher heterogener Entstehung trat späterhin de Vries[2]) für Autonomie der Plasmahaut ein, die nach der Ansicht dieses Forschers homogenen Ursprungs ist, d. h. analog wie Zellkern und Chromatophoren immer aus ihresgleichen entsteht, also nur durch Descendenz erhalten und überliefert wird, durch Neubildung aber aus dem Cytoplasma nicht hervorgebracht werden kann. Zwar sind, wie die spätere Kritik lehren wird, genügende Argumente für solche Auffassung weder von de Vries, noch von Anderen erbracht

1) Osmotische Untersuchungen 1877, p. 121; vgl. Physiologie 1881, Bd. I, p. 31, 43; Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 315.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik 1885, Bd. XVI, 465; Intracellulare Pangenesis 1889, p. 126, 150 u. s. w.

worden, doch lässt sich ein durchgreifender Gegenbeweis nicht aus den bisherigen Erfahrungen ableiten, wenn sie auch im Allgemeinen gegen solche Autonomie und für heterogenen Ursprung der Plasmahaut zu sprechen scheinen[1]. Durch die in Folgendem mitzutheilenden Untersuchungen wird aber zunächst für das Plasmodium der Schleimpilze die heterogene Entstehung der Plasmahaut streng bewiesen. An analoger Genesis in anderen Zellen wird hiernach wohl nicht mehr gezweifelt werden, da einmal ein abweichendes Verhalten in einem so allgemeinen und fundamentalen Vorgang allen bisherigen Erfahrungen über die einheitlichen Eigenschaften der verschiedenen Arten der Protoplasmaorganismen widersprechen würde und auch die objective Interpretation aller thatsächlichen Beobachtungen an anderen Pflanzen entschieden auf gleichen Ursprung der Plasmahaut, wie in den Myxomyceten hinweist. Sachgemäss werden in Folgendem zunächst die Myxomyceten und erst dann andere Pflanzen behandelt werden. Im voraus mag immerhin schon darauf aufmerksam gemacht werden, dass mit der bezeichneten heterogenen Genesis der Plasmahaut natürlich alle die Schlussfolgerungen fallen, welche auf die Autonomie dieser und also auch auf die Autonomie der Vacuolen gebaut sind. Da äussere und innere Plasmahaut (Vacuolenwand) aus gleichem Substrate enspringen, so sind beide nur relativ, zunächst der räumlichen Lage nach, verschieden und können auch thatsächlich in einander übergehen. Es sind also auch nicht Hautschicht und Vacuolenwand, wie es wenigstens in jüngeren Arbeiten de Vries[2]) anzunehmen scheint, zwei Organe, von denen jedes selbständig und autonom sich erhält. Ebenso verlieren die Tonoplasten als autonome Organe ihre Berechtigung.

Bei solcher Übereinstimmung ist jedenfalls eine allgemeine, von der Lage unabhängige Bezeichnung für die fragliche Oberflächenschicht des Protoplasmas vortheilhaft und in diesem allgemeinen Sinne werde ich Plasmahaut oder Plasmamembran anwenden, während fernerhin mit Hautschicht oder Hyaloplasmahäutchen die äussere Plasmahaut,

---

1) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institnt in Tübingen l. c., p. 322; Botan. Zeitung 1886, p. 114.

2) Intracellulare Pangenesis 1889, p. 156.

mit Vacuolenhaut oder Vacuolenwand, im Anschluss an de Vries, die innere Plasmahaut bezeichnet werden soll[1]). Unter Protoplasmakörper, Protoplasmaorganismus, Protoplast und schlechthin Protoplasma oder Plasma verstehe ich, wie früher[2]), den ganzen lebendigen Elementarorganismus in der Zelle, mit Einschluss aller seiner differenzirten Organe und Bausteine und es kann keine Zweideutigkeit des Begriffes dadurch entstehen, dass zur Zeit nicht immer genau zu sagen ist, was von geformten und gelösten Stoffen am Aufbau selbst betheiligt oder fremde Einlagerung ist. Als an sich nicht lebende, aber von Protoplasma umschlossene Theile der Zelle sind auch die in besagter Weise abgegrenzten wässerigen Lösungen zu nennen, welche allgemein Vacuolen und bei relativ grossem Volumen Zellsaft genannt werden[3]). Mit einer Vacuole ist aber die Existenz der zum Protoplasma gehörigen Plasmahaut vorausgesetzt und wenn diese, mitsammt der umschlossenen Vacuolenflüssigkeit gelegentlich vom Protoplasma ausgestossen wird, so will das doch im Princip nichts anderes bedeuten, als eine auch in vielen anderen Fällen vorkommende Abtrennung von Theilen des Protoplasmakörpers.

Wenn von Hyaloplasma (Pfeffer) im Gegensatz zu Körnerplasma (Strasburger) oder Polioplasma (Nägeli) die Rede ist, soll damit nur eine sichtbare Differenzirung angezeigt sein[4]), während thatsächlich das Körnerplasma nur durch irgend welche Einlagerungen getrübtes

---

1) Die angeführten Bezeichnungen (abgesehen von der Vacuolenhaut) wandte ich früher unabhängig von der Lage für jede Oberflächenhaut des Protoplasmas an. Es scheint mir aber zweckmässig, durch Specialisirung der Begriffe in der im Text angegebenen Weise, eine einfache, auch die äussere Plasmahaut kennzeichnende Bezeichnung zu gewinnen. Übrigens schliesst sich diese Einschränkung insofern der historischen Entwicklung an, als Pringsheim (1854) unter Hautschicht nur die äussere Plasmahaut verstand und Hyaloplasma zunächst an der Aussenfläche der Protoplasten beobachtet wurde. (Vgl. auch Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 181.)

2) Vgl. Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen l. c., p. 181; auch Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 79. — Mit Cytoplasma, Nucleoplasma sind, wo es nöthig, Bezeichnungen für einzelne Theile geboten.

3) Vgl. auch Pfeffer, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge 1889, p. 83.

4) Bei auffälliger Differenzirung, wie in Plasmodien, kann man, ebenso wie bei Protozoen, auch wohl Ectoplasma und Entoplasma unterscheiden. Vgl. Bütschli, Protozoa 1889, p. 116.

Hyaloplasma vorstellt, das öfters eben nur in oberflächlichen Schichten relativ ungetrübt uns entgegentritt. Dass diese Trübung in verschiedener Weise, z. B. durch Öltropfen, kleine Vacuolen, sowie durch andere Partikel erzielt werden kann, mag noch kurz angedeutet sein, ebenso dass unter Mikrosomen alle die wohl recht verschiedenen Körnchen zusammengefasst werden, welche vorläufig nicht näher nach Qualität und Bedeutung zu präcisiren sind und unter denen natürlich auch oft Fremdkörper sich befinden[1]).

II. Beobachtungen an dem Plasmodium der Myxomyceten.

A. Allgemeines.

An den Plasmodien lässt sich sowohl für Hautschicht als Vacuolenhaut eine Neubildung aus dem Cytoplasma sicher erweisen. Eine solche Neubildung von Hautschicht konnte direct an Schnittflächen durch Plasmodienstränge verfolgt werden (vgl. Taf. II, Fig. 4), während eine Erzeugung von Vacuolen, und damit von Vacuolenwand, gelang, indem ich die Plasmodien zunächst feste Partikel löslicher Stoffe in gesättigter Lösung aufnehmen liess und dann durch Auswaschen mit Wasser eine partielle Lösung des eingeführten Fremdkörpers einleitete (vgl. Fig. 1, 2, 5, 6). Abgesehen davon, dass mit der Entstehung aus Cytoplasma gleicher Ursprung für Hautschicht und Vacuolenhaut nachgewiesen ist, kommt es gelegentlich vor, dass die Hautschicht mit angrenzender Flüssigkeit ins Innere des Plasmodiums gedrängt und so direct zur Vacuolenhaut wird.

Vor dem Eingehen auf diese Versuche dürfte es geboten sein, wenigstens einige Worte über den Aufbau des Plasmodiums vorauszuschicken. Auch sei ein für allemal bemerkt, dass alle meine Beobachtungen, so weit nicht anderes gesagt ist, an den Plasmodien von Chondrioderma difforme angestellt wurden, dessen Cultur und Herrichtung zu Versuchen früher[2]) besprochen wurde.

---

1) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 89; Tübing. Unters. l. c., p. 181. Über Fremdkörper in Plasmodien; vgl. auch die vorige Abhandlung p. 157.

2) Vgl. die vorige Abhandlung p. 154.

Die trüben Plasmodien der Schleimpilze sind bekanntlich mit kaum wahrnehmbarem oder auch mit mächtigerem Hyaloplasma umkleidet, das ich gelegentlich bis zu einer Dicke von 0,008 mm ausgebildet fand (vgl. Fig. 7). Die Mächtigkeit des Hyaloplasmas ist aber dauerndem und oft schnellem Wechsel unterworfen, indem durch Einwandern von Körnchen die Hyaloplasmaschicht vermindert oder umgekehrt durch Auswandern von Körnchen vermehrt wird. So besteht keine bestimmte Abgrenzung zwischen Hyaloplasma und Körnerplasma, und thatsächlich ist letzteres nur als Hyaloplasma anzusehen, das durch eingelagerte Körper getrübt ist[1]). Diese Trübung ist in dem Plasmodium immer vorhanden, jedoch in sehr verschiedenem Grade und in dünnen Strängen können die Körner ganz oder fast ganz zurücktreten, so dass Plasmodienäste bis zu 0,02 mm Dicke vorkommen, die fast nur aus Hyaloplasma bestehen, in nächster Zeit aber wieder durch Einwanderung von Körnchen getrübt werden können (vgl. Fig. 5). Die Frage nach Natur und Bedeutung dieser sicherlich qualitativ ungleichwerthigen Körnchen müssen wir hier unberührt lassen. Zweifellos sind die Körnchen theilweise Fremdkörper, in bestimmten Fällen wohl auch Calciumcarbonat[2]), doch ist damit nicht ausgeschlossen, dass andere Körnchen Organe oder Bausteine des Protoplasten vorstellen, und dieses ist immer noch möglich, wenn auch die Plasmodien körnchenfreie Partien bilden und in den Myxamöben die Körnchen gänzlich fehlen können.

Ein Wechsel in der Mächtigkeit des Hyaloplasmas fordert nicht nothwendig eine Änderung der äusseren Umrisse. Doch ist solche Gestaltung im Hyaloplasma in der mannigfachsten Weise thätig, indem Pseudopodien entstehen und indem locomotorische Bewegungen sich abspielen. Hand in Hand damit vollzieht sich in bekannter Weise im Innenplasma die hin- und hergehende Strömung, welche durch die relativ ruhende peripherische Schicht eingedämmt ist (Fig. 7, *r* ruhende, *s* strömende Partie). Diese wird bei einiger Mächtigkeit wohl immer unter Mitbetheiligung von Körnerplasma gebildet, das, wie später gezeigt werden soll, verhältnissmässig ansehnlichere

---

1) Vgl. DE BARY, Pilze 1884, Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 41; CIENKOWSKI, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III. p. 327, 405.

2) Vgl. vorige Abhandlung p. 157.

Cohäsion besitzt, jedoch sich nicht anderweitig vom strömenden zähflüssigen Plasma unterscheidet. Denn thatsächlich kann letzteres durch Zunahme der Cohäsion zu ruhendem Plasma werden, während dieses umgekehrt in den bewegten zähflüssigen Zustand zurückzukehren vermag. (Mehr hierüber Kap. V.)

Die Existenz einer schleimigen Hülle um das Plasmodium, die offenbar nicht mehr zur Leibessubstanz des Protoplasmas gehört, mag hier nur kurz mit dem Anfügen bemerkt werden, dass eine solche an den in sehr intensiver Ausgestaltung begriffenen Theilen der Plasmodien von Chondrioderma gewöhnlich nicht wahrzunehmen ist[1]).

In den Plasmodien sind bekanntlich stets grössere und kleinere Vacuolen in ziemlicher Zahl vorhanden, mit deren Existenz natürlich bei den auf Neubildung bezüglichen Untersuchungen gerechnet werden muss[2]). Die grösseren Vacuolen pflegen übrigens unter sonst normalen Verhältnissen bei Aufenthalt in Wasser zu schwinden, und speciell solche Plasmodien, in denen höchstens einzelne Vacuolen einen Durchmesser bis zu 0,01 mm erreichten, dienten zu den Versuchen über Vacuolenbildung.

Von den vorhandenen Vacuolen führt ein Theil der kleineren (bis etwa 0,006 mm Durchmesser erreichenden), wie seit Cienkowski[3]) bekannt ist, Pulsationen aus. In Bestätigung der Beobachtung dieses Forschers kann ich noch hinzufügen, dass solche pulsirende Vacuolen sich nicht nur im Hyaloplasma, sondern auch im Körnerplasma nachweisen lassen. Neben den in der Systole der Wahrnehmung entschwindenden Vacuolen fand ich aber auch solche (von 0,004—0,01 mm), die ihren Durchmesser in kürzeren sehr unregelmässigen und oft langen Intervallen nur wenig oder auch bis unter die Hälfte verkleinerten. Rechnet man dazu, dass gelegentlich in einer bisher pulsirenden Vacuole die totalen oder partiellen Contractionen ganz eingestellt werden, so sind die veränderlichen Vacuolen

1) de Bary, Pilze 1884, p. 459.

2) Vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 457 und ausser Abbildungen bei Cienkowski und de Bary unsere Taf. II, auf welcher in Fig. 1 und 2 grosse künstlich erzeugte Vacuolen abgebildet sind, während in Fig. 6 kleinere nie fehlende Vacuolen zu bemerken sind.

3) Jahrb. f. wiss. Botanik 1863, Bd. 3, p. 329, 411.

vollständig mit denen verknüpft, welche in kürzeren Zeitintervallen keine merkliche Volumschwankung ausführen. Da aber solche stabile und auch schwächer pulsirende Vacuolen nachweislich als Neubildungen erzeugbar sind, so dürften wohl auch die in der Systole der Wahrnehmung entschwindenden Vacuolen wenigstens theilweise durch neugebildete ersetzt werden[1]). Übrigens können wir über diese Fragen und die Modalitäten der Pulsation an dieser Stelle hinweggehen und es sei nur noch bemerkt, dass offenbar auch sehr kleine, nicht mehr sicher erkennbare Vacuolen in dem Plasmodium vorkommen, da alle Grössenabstufungen bis zu solchen gefunden werden, die mit den besten optischen Hülfsmitteln nicht mehr sicher erkennbar sind.

Im übrigen haben wir hier nicht nöthig, auf den näheren Aufbau des Plasmakörpers einzugehen. Dass die geformten und bleibenden Körnchen, die vorläufig immerhin als Mikrosomen zusammengefasst werden mögen, theilweise mindestens Fremdkörper vorstellen, wurde schon erwähnt. Bekannt ist auch die Existenz zahlreicher kleiner Zellkerne, die aber gewöhnlich erst durch Fixiren und Färben sichtbar werden[2]).

B. Neubildung der Hautschicht.

Eine unzweifelhafte Neubildung von Hautschicht ist beim Durchschneiden von Plasmodiensträngen zu beobachten, indem das an der Schnittfläche zu ergänzende Hautschichtstück aus dem freigelegten Körnerplasma seinen Ursprung nimmt. Eine solche Neuproduction übersieht man in unzweideutigster Weise bei Verwendung von Plasmodiensträngen, deren Oberfläche durch adhärirende Fremdkörper markirt ist. Eine derartige Umhüllung durch irgend welchen Detritus kommt oft natürlich vor, oder ist durch zuvorigen Aufenthalt

---

1) Eine Neubildung einer pulsirenden Vacuole tritt nach Hofer (Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma 1889, p. 67) bei Amoeba Proteus ein. Denn bei der künstlichen Zweitheilung dieses Organismus bildet diejenige Hälfte, welche die einzige vorhandene pulsirende Vacuole nicht mitbekommt, eine solche in sich aus.

2) Vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 458; Lister, Annals of botany 1888/89, Bd. II, p. 21.

in fein suspendirtem Carmin u. s. w. leicht zu erreichen. In so vorbereiteten Strängen, deren Durchmesser zwischen 0,3 und 0,05 mm lag, wurde in vielfachen Versuchen beim Durchschneiden unter Wasser übereinstimmend beobachtet, dass sich das freigelegte, mehr oder weniger hervorquellende Körnerplasma schnell scharf abgrenzte und gewöhnlich war schon nach ½ bis 3 Minuten ein Hyaloplasmasaum merklicher Dicke vorhanden, der öfters bald begann sich auszugestalten und Pseudopodien zu bilden (Fig. 4). Die Schnittränder blieben dabei vollständig deutlich und wurden gewöhnlich nur ein wenig einwärts gebogen, wie das auch z. B. bei gleicher Operation an Strängen aus 3- bis 5-procentiger erstarrter Gelatine der Fall ist. Je nach der gestaltenden Thätigkeit in den bezüglichen Plasmodien wurde dann die Differenz in dem Aussehen der alten und neuen Hautschicht in kürzerer oder etwas längerer Zeit verwischt.

Diese Thatsachen sind an dickeren Strängen schon bei ganz schwacher Vergrösserung zu übersehen, doch ist die Beobachtung an dünneren Strängen geboten, da man an diesen auch eine nähere Einsicht in den Bildungsvorgang gewinnt. In den meisten Fällen wird etwas Plasma abgestossen, das sich mehr oder weniger vacuolisirt (vgl. Fig. 4). Das freigelegte Körnerplasma bildet dann an seiner Oberfläche unmittelbar die Hautschicht, oder ein Theil der äussersten Schicht geht unter dem Anprall des Wassers zunächst zu Grunde, worauf die nun an die Oberfläche gerückten Partien die Bildung der Hautschicht übernehmen. Bei stetiger Beobachtung kann man dabei in ganz zweifelloser Weise sehen, dass in dem alten Hyaloplasma durchaus keine Vorgänge sich abspielen, die etwa, unabhängig von dem Zusammenneigen der Schnittränder, zu einem Überziehen der Schnittfläche mit Hautschicht führen könnten. Vielmehr geht unzweideutig das oft schnell sichtbar werdende Hyaloplasma aus dem Körnerplasma hervor, indem in diesem die Körnchen in entsprechender Weise aus der Peripherie zurücktreten.

Es ist aber selbstverständlich, dass ausser durch partielle Neubildung, die Continuität der Hautschicht auch durch Zusammenschliessen dieser erhalten und hergestellt werden kann. In solcher Weise wird in der That immer die Continuität erreicht, wenn in einem Plasmodiumstrange, sei es durch normale Gestaltungsvorgänge oder durch mechanische Dehnung, nach zuvoriger Verdünnung eine

Trennung eintritt. Ebenso spielt sich bekanntlich das Zerreissen in den Zellen anderer Pflanzen ab und wenn in diesen, z. B. in Vaucheria, nach dem Zerschneiden ein continuirlicher Plasmaschlauch um den Zellsaft wieder hergestellt werden soll, wird im Allgemeinen zu dem Zwecke der Wandbelag sich zusammenneigen müssen. (Vgl. Kap. III.) Damit wird es thatsächlich aber schwer oder unmöglich direct zu entscheiden, ob nicht nebenbei auch eine Neubildung von Hautschicht aus dem übrigen Plasma bei der Verkittung eine Rolle mitspielt. Dieserhalb und der ansehnlichen Grösse halber, liegen die Verhältnisse in den Plasmodien, in denen der Zellsaft auf kleine Vacuolen reducirt ist, ungleich günstiger für directe Beobachtung der Neubildung an der Schnittfläche des Protoplasmakörpers.

Die beschriebenen Versuche gelingen ebenso mit Aethalium septicum. Auch wurden solche Zerschneidungen schon mit gleichem Erfolge von de Bary[1]) und Strasburger[2]) ausgeführt, doch in unseren Fragen noch nicht kritisch ausgenutzt. Die ungleiche Hervorwölbung des Körnerplasmas an der Schnittfläche hängt wenigstens theilweise davon ab, ob die Plasmaströmung zu- oder abgewandt ist[3]). Bei dicken Strängen kommt es wohl auch vor, dass etwas grössere Ballen von Körnerplasma sich ablösen oder sich zum Ablösen bringen lassen, die sich bald allseitig von Hyaloplasma umkleidet zeigen und amöboide Gestaltungen weiterhin beginnen. Da indess die Neubildung der Plasmahaut durch andere Versuche genügend sicher gestellt wird, hatte ich keine Veranlassung derartige Versuche so auszuführen, dass eine Mitnahme von Hautschicht beim Ablösen unbedingt ausgeschlossen war.

Zerschneidet man die auf feuchtem Papier, aber an der Luft befindlichen Plasmodien, so ist ebenfalls nach einiger Zeit Hyaloplasma an der Schnittfläche entstanden.

Übrigens wurde auch durch Vornahme obiger Operationen in tiefblauer Lösung von Indigcarmin constatirt, dass zu keiner Zeit dieser nicht diosmirende Farbstoff durch die Schnittfläche ins Innere des Plasmodiums dringt.

Bei den weichen, plastischen Eigenschaften des Protoplasmas kann es nicht zweifelhaft sein, dass umgekehrt Hautschicht und Hyaloplasma wieder in das Körnerplasma aufgenommen und vertheilt werden können. Derartiges spielt voraussichtlich auch bei

---

1) Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 45.

2) Strasburger, Studien über Protoplasma 1876, p. 27. — de Vries (Jahrb. f. wiss. Botanik 1885, Bd. XVI, p. 494) hat wohl die Versuche Strasburger's mit Vaucheria, aber nicht die mit Plasmodien berücksichtigt.

der Vereinigung von Plasmodiumsträngen mit. Doch lässt sich aus der directen Beobachtung kein sicheres Argument ableiten, da bei solcher Verschmelzung die Hautschicht beider Stränge naturgemäss zunächst in Berührung tritt und in Continuität erhalten bleibt, während durch ferneres Eindringen von Körnchen und Körnerplasma die Communication der Stränge erreicht wird[1]).

Direct beobachtet aber wurde, dass die Hautschicht mitsammt dem von ihr umwallten Körper ins Innere des Plasmodiums gelangte und so zur Vacuolenwand wurde. Ich verfolgte dieses einmal, als eine fast bewegungslose Pandorina, das anderemal als ein Aggregat von Vitellinkrystalloiden in den engen Maschenraum zwischen zwei mächtigen Strängen des Plasmodiums von Chondrioderma gerathen war. Indem das Protoplasma durch entsprechendes Umwallen den nach zwei Seiten offenen Raum abschloss, wurden die genannten Objecte mitsammt imbibirendem und adhärirendem Wasser in einen zunächst von der Hautschicht abgegrenzten Raum gebracht, der nun im Körnerplasma lag und mit diesem als Vacuole strömend fortgeführt wurde. Diese Vacuole unterschied sich in nichts von anderen mit gleichem Inhalte und, wie an diesen, bildete die Vacuolenhaut auch nur einen kaum wahrnehmbaren hyalinen Saum, indem die bisher ziemlich mächtige Hyaloplasmaschicht mit dem Übergang in das Innere entsprechend reducirt worden war.

Dieser Modus der Vacuolenentstehung kommt indess sehr selten vor, da fast immer die geformten Körper in früher beschriebener Weise durch die Hautschicht ins Körnerplasma gelangen. Wenn aber in den Maschenräumen nur Wasser sich befindet, weicht dieses aus, sobald die begrenzenden Plasmodiumstränge sich anzunähern streben und so endlich sich vereinigen, ohne dass ein Wassertropfen als Vacuole ins Innere gelangte.

---

1) Vgl. Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 327; de Bary, l. c., p. 40.

C. Künstliche Neubildung von Vacuolen.

a) Methodisches und Vacuolenbildung durch Asparagin.

Eine Neubildung von Vacuolen gelang, wie schon angedeutet wurde, indem lösliche Stoffe in fester Form in das Plasmodium gebracht und in diesem Auflösung eingeleitet wurde. In der so eingeleiteten localen Differenz liegt die Ursache für die Abgrenzung von Vacuolen, die sich in jeder Hinsicht ebenso wie die normal vorhandenen verhalten. Übrigens können auch letztere geformte Partikel aufnehmen und, sofern durch deren Lösung die Turgorkraft vermehrt wird, vergrössern sich die präformirten Vacuolen ebenso wie die durch die Lösungsvorgänge neuentstandenen Vacuolen. Eine solche Vergrösserung ergiebt sich in jedem Falle als eine Folge gesteigerter osmotischer Leistung der Vacuolenflüssigkeit, und ohne gewisse osmotische Wirkung in dieser können sich Vacuolen im Plasmodium überhaupt nicht erhalten. Ehe wir indess die Übereinstimmung zwischen künstlichen und normal vorhandenen Vacuolen darlegen, ist es zweckmässig, die experimentellen Erfolge im Allgemeinen zu besprechen. Dass es sich um wirkliche Neubildungen und nicht um Aufnahme der festen Theile in präexistirende Vacuolen handelt, wird ebenfalls weiterhin näher bewiesen werden.

Die Fähigkeit der Plasmodien, feste Partikel löslicher Stoffe aus gesättigten Lösungen aufnehmen zu können, wurde schon früher besprochen[1]). Von solchen Körpern verwandte ich zu den hier in Betracht kommenden Versuchen namentlich Asparagin, ausserdem noch Gyps und nur nebenbei einige andere Stoffe. Ferner operirte ich noch mit Krystalloiden aus Vitellin und vereinzelt mit Calciumphosphat, die beide zwar in reinem Wasser nur wenig, innerhalb des Plasmodiums aber etwas mehr gelöst werden. Dass auch noch andere Stoffe in gleicher Weise nutzbar gemacht werden könnten, ist ja selbstverständlich, auch ist wenigstens der Aufnahme einiger schwer löslicher Körper früher gedacht worden.

Um praktisch verwendbar zu sein, dürfen die Körper einmal keine giftigen Wirkungen ausüben und ausserdem nicht zu löslich

---

1) Vorige Abhandlung p. 159.

sein. Denn wenn auf der einen Seite hohe Löslichkeit nur vortheilhaft für die Vacuolenentstehung ist, werden doch die Plasmodien mit Steigerung der osmotischen Wirkung der gesättigten Lösung in der zur Aufnahme fester Partikel nothwendigen Bewegung benachtheiligt oder auch weitergehend geschädigt. Während z. B. die Zufuhr von gesättigter Lösung des schwer löslichen Gypses ohne merkliche Reaction ertragen wird, gilt dieses nicht mehr für Asparagin. Doch kann dieses immerhin reichlich in Plasmodien aufgenommen werden und da die Versuche mit Asparagin besonders entscheidend sind, sollen sie auch zunächst besprochen werden.

Ersetzt man das umgebende Wasser bei gewöhnlicher Temperatur durch gesättigte Asparaginlösung, so beginnt bald, ähnlich wie beim Einbringen in 1- bis 2procentige Lösung von Traubenzucker, mehr oder weniger weitgehende Zusammenziehung des Plasmodiums[1]. In sehr bewegungstüchtigen kleinen Plasmodien macht sich indess oft nach einiger Zeit eine Ausgestaltung und ein Zurückgehen in die alte Bewegungsthätigkeit bemerklich, doch bleiben wiederum andere Plasmodien dauernd contrahirt, bringen es also nicht zu einer Accommodation an die umgebende Asparaginlösung. Diese Beobachtungen beziehen sich auf eine Versuchstemperatur von 13 bis 18° C. und es empfiehlt sich bei nicht hoher, aber doch gute Bewegung gestattender Temperatur zu operiren, da die Löslichkeit des Asparagins mit der Wärme sehr erheblich steigt. (Bei 13° C. lösen sich in Wasser 1,61, bei 100° 18,38 Proc. Asparagin.)

Den so accommodirten Plasmodien kann man nun Asparaginstückchen mit Erfolg darbieten, doch habe ich die Aufnahme letzterer zumeist dadurch für meine Versuche erreicht, dass ich ohne zuvorige Angewöhnung Asparaginpartikel in gesättigter Lösung zuführte. In den günstigsten Fällen begann nach nur geringer Contraction, etwa nach 5 Minuten, wieder die Ausbreitung der Plasmodien und damit die Aufnahme der Asparaginstückchen, die bei tüchtiger Bewegungsthätigkeit in derselben Weise und anscheinend ebenso leicht aufgenommen werden, als andere indifferente Fremdkörper. So konnten schon nach einer Stunde zahlreiche Asparaginstückchen in dem Plasmodium vorhanden sein, das nach längerer Zeit, bei

---

1) Vgl. auch Stahl, Botan. Zeitung 1884, p. 166.

genügender dauernder Zufuhr des festen Körpers, sehr zahlreiche Asparaginkryställchen enthielt, deren grösste etwa einen Durchmesser von 0,07 mm erreichten.

Am besten kam ich zum Ziele, indem ich kleineren Plasmodien unter Deckglas (das aber immer auf Papierstreifen ruhen muss) oder auch auf offenem Objectträger fein vertheiltes Asparagin so zuführte, dass die festen Partikel nur von einer Seite an das Plasmodium gelangten. Wenn nöthig wurde dieser Zustand nach einiger Zeit von neuem hergestellt. In genügend feiner Zertheilung, so dass die grössten Stückchen etwa 0,08 mm Durchmesser besitzen, erhält man Asparagin leicht, indem man nach dem Zerreiben mit Wasser aufschwemmt und die grösseren Stückchen durch kurzes Absetzen entfernt. Aber selbst bei Verwendung der bewegungstüchtigsten und von adhärirenden Fremdkörpern freien Plasmodien von Chondrioderma pflegte die Mehrzahl bei 13—18° C. sich zu contrahiren. Da indess bei guter Umsicht das erwünschte Ziel immer bei einzelnen erreicht wurde, hatte ich keine Veranlassung, nach einer Verbesserung der Methode zu streben. Bemerkt mag noch werden, dass eine ansehnliche Entwickelung von Bacterien nachtheilig ist und eine solche also in diesen Versuchen thunlichst zu vermeiden ist.

Aethalium septicum scheint im Ganzen weniger geeignet, als Chondrioderma difforme, doch kam ich in einigen wenigen Versuchen mit jenem zu ganz gleichem Resultat bezüglich der Aufnahme von Asparagin und der Vacuolenbildung durch eingeleitete Auflösung dieses Stoffes.

Zu den weiteren Versuchen verwendete ich fast immer Plasmodien, welche während 6 bis 20 Stunden bei ziemlich constanter Temperatur Asparaginstückchen aufgenommen hatten. Ebenso wie Carmin oder Indigo finden sich dann die Asparaginkryställchen zum allerkleinsten Theil in Vacuolen, während die meisten direct dem Protoplasma eingebettet sind[1]). Sollte, wie es mir zuweilen schien, gleich nach Beginn der Aufnahme gegenüber unlöslichen Fremdkörpern eine verhältnismässig etwas grössere Zahl von Asparaginstückchen in Vacuolen vorhanden sein, so hat das für unsere Versuche keine Bedeutung. Übrigens lässt ein solches Verhalten auch eine ganz plausible Erklärung zu.

Während die Plasmodien in der gesättigten Asparaginlösung bei constanter Temperatur verweilen, verhalten sich die aufgenommenen Asparaginpartikel ganz ebenso, wie Baryumsulfat, Indigo oder andere

1) Vgl. vorige Abhandlung p. 156.

unlösliche Körper. Wie diese werden sie also mit dem strömenden Protoplasma herumgeführt und in der früher beschriebenen Weise findet auch Ausstossen und Aufnahme der Asparaginstückchen statt. Ferner kommt in derselben Weise wie bei anderen Fremdkörpern, also im Ganzen selten, Aufnahme in eine Vacuole oder Ausstossen aus einer solchen zu Wege.

Wird aber nun durch Auswaschen mit Wasser das umgebende Asparagin völlig entfernt, so ist sehr bald jedes Asparaginstückchen in je eine Vacuole eingebettet, während die Vertheilung unlöslicher Fremdkörper beim Durchwaschen vom Wasser keine Veränderung erfährt. Es ist dieses die Folge davon, dass durch die so eingeleitete Lösung auch um die dem Protoplasma eingebetteten Asparaginkrystalle Vacuolen entstehen, die mit präexistirenden Vacuolen übereinstimmen und ebenso wie diese, sofern sie Asparaginstückchen enthielten, durch die osmotische Wirkung des sich auflösenden Asparagins fernerhin eine entsprechende Vergrösserung erfahren. Die Vacuolen sieht man plötzlich um die zuvor im Protoplasma eingebetteten Asparaginstückchen auftauchen (Fig. 5 u. 6, *a* vor, *b* nach begonnener Vacuolenbildung) und dann ziemlich schnell bis zu endlicher Grösse heranwachsen. Diese ist übrigens gegenüber den gewöhnlich in Plasmodien vorhandenen Vacuolen sehr ansehnlich, da einige Vacuolen bei gewöhnlicher Temperatur einen Durchmesser bis 0,08 mm erreichten (vgl. Fig. 1).

So lange die Vacuolen vereinzelt sind, werden sie von dem strömenden Plasma mit herumgeführt und erfahren beim Durchpressen durch enge Stränge vorübergehend Deformationen, von denen weiterhin die Rede sein wird (vgl. Fig. 7 u. 8). Waren aber Asparaginstückchen sehr reichlich aufgenommen, so kann das Plasmodium in eine schaumige Masse verwandelt werden, wie eine solche auch im Protoplasma anderer Pflanzen in gewissen Stadien vorkommt. In Figur 1 ist ein solcher Fall abgebildet, in welchem 1 Stunde nach dem Auswaschen des umgebenden Asparagins in den meisten Vacuolen noch ungelöste Asparaginstückchen vorhanden waren. Auch in diesem Falle führt das Plasmodium noch locomotorische Bewegung aus und, wie in dünnen Strängen, findet in den trennenden dünneren Plasmalamellen die abwechselnd hin- und hergehende strömende Bewegung statt.

Da Wachsthum und endliche Grösse der Vacuolen von der osmotischen Leistung des Inhaltes abhängen, so muss dauerndes Durchwaschen von Wasser für beides begünstigend sein, da damit für fortwährende Entfernung des aus dem Plasmodium hervortretenden gelösten Asparagins gesorgt wird. Ebenso aber wird auch durch Erwärmung die Löslichkeit des Asparagins und damit, so lange ungelöstes Asparagin vorhanden ist, die osmotische Leistungsfähigkeit der Vacuolenflüssigkeit gesteigert. Dem entsprechend fand ich auch eine sehr merkliche Vergrösserung der Vacuolen, als ich nach deren Ausbildung bei 16° C. das Plasmodium auf einem heizbaren Objecttisch während ¼ Stunde auf 29° C. erwärmte[1]), während mit dem Abkühlen auf 16° C. die Vacuolen wiederum sich allmählich verkleinerten. Übrigens habe ich mich auf diese allgemeinen und für das Wesen der Sache entscheidenden Beobachtungen beschränkt und nähre Messungen unterlassen. Bemerkt mag nur noch werden, dass mit dem Abkühlen kein Auskrystallisiren von Asparagin in den Vacuolen eintrat, wohl wesentlich weil Exosmose dauernd für eine langsame Entfernung des Asparagins aus den Vacuolen sorgt.

Aber auch die Neubildung der Vacuolen wird durch Einleitung thunlichst schneller Lösung begünstigt. Dieserhalb sorgte ich vielfach dafür, dass gleichzeitig mit dem beginnenden Auswaschen des Asparagins das Object eine Erwärmung erfuhr, indem ich den Objectträger auf einen etwa 30° C. warmen Tisch brachte und Wasser dieser Temperatur zum Auswachen anwandte. Schon eine halbe Minute später traten in günstigen Fällen Vacuolen um Asparaginkryställchen auf und die Mehrzahl dieser war schon nach 3 Minuten in eine Vacuole eingebettet. Doch wurde diese Bildung nur wenig verlangsamt, als ich bei constanter Temperatur (15—20° C.) für schnelles und dauerndes Durchwaschen von Wasser sorgte. Wird aber die das Plasmodium umgebende Asparaginlösung nur langsam verdünnt, etwa indem man mit nicht ganz gesättigter Lösung auswäscht, so bilden sich, dem Gesagten entsprechend, Vacuolen nur langsam und manche Asparaginstücke sind nach vielen Stunden und

---

1) Die Temperatur darf nicht wesentlich höher getrieben werden, da unsere Plasmodien über 30° C. geschädigt werden.

selbst nach einem Tage noch nicht in Vacuolen eingebettet, obgleich sie ganz allmählich eine weitgehende Lösung erfuhren.

Während solcher Entstehung und Vergrösserung der Vacuolen erhält sich, wie schon bemerkt, die Protoplasmaströmung dauernd und es scheint, dass durch das Auswaschen des umgebenden Asparagins die Plasmodien weniger in ihren Gestaltungen beeinflusst werden, als durch die plötzliche Zufuhr concentrirter Lösung dieses Stoffes[1]. Jedenfalls aber wird die Bildung der Vacuolen durch die eingeleitete Lösung der eingebetteten Asparaginstückchen bedingt. Denn nur um diese und nur insofern Lösung stattfindet, nehmen solche Vacuolen ihren Ursprung, nicht aber allgemein im Protoplasma, wie es ja der Fall sein müsste, wenn indirect durch die vom Asparagin ausgehenden Wirkungen eine Vacuolenbildung eingeleitet würde. Doch mag schon hier hinzugefügt werden, dass auch ohne solche Lösungsvorgänge Vacuolen in den Plasmodien neu entstehen und so begreiflicherweise auch mannigfache Einwirkungen, nöthigenfalls auch pathologische Zustände, eine Vermehrung der Vacuolen veranlassen können[2].

Anderseits ist aber auch zu beachten, dass es der vollen Thätigkeit des Protoplasmakörpers zum Entstehen der Vacuolen nicht bedarf. Denn ich erreichte die Bildung von Vacuolen um Asparaginkryställchen ebenfalls leicht, als ich nach Aufnahme dieser zunächst durch etwas Chloroform enthaltende gesättigte Asparaginlösung die Protoplasmaströmung sistirte und dann durch Auswaschen mit Wasser, das ebenfalls ein wenig Chloroform enthielt, die Bedingungen für die Vacuolenbildung in der oben beschriebenen Weise herstellte.

Die durch Asparagin neugebildeten und vergrösserten Vacuolen stimmen, abgesehen von den erheblichen Dimensionen, in ihrem Verhalten mit den normal im Plasmodium vorkommenden Vacuolen überein. Wie diese sind auch die Asparaginvacuolen befähigt, andere

1) Es mag dieses vielleicht theilweise damit zusammenhängen, dass das im Innern der Plasmodien sich allmählich lösende Asparagin einem zu unvermittelten Übergang zu einem asparaginfreien Zustand vorbeugt. Übrigens habe ich keine näheren Studien über die Accommodation der Plasmodien angestellt.

2) Solche als pathologisch gedeutete Ausbildung sehr ansehnlicher Vacuolen beschreibt Reinke für Aethalium in Unters. a. d. botan. Laborator. in Göttingen 1883, Heft 3, p. 55.

unlösliche Fremdkörper (z. B. Carmin) aufzunehmen und gelegentlich wieder in das Protoplasma zurückzugeben. Letzteres geschieht dann und wann auch mit den noch ungelösten Asparaginstückchen, um die sich dann eine neue Vacuole formirt. Auch können die Asparaginvacuolen sowohl unter sich, als mit normalen Vacuolen verschmelzen, doch ist eine Vereinigung von Vacuolen im Plasmodium überhaupt keine zu häufige Erscheinung. Dieses gilt ebenso für das Öffnen der Vacuolen nach aussen, das vereinzelt zu einer Entleerung des festen und flüssigen Inhalts der Asparaginvacuolen führt[1].

Schon durch das Ausstossen des Asparagins mittelst oder ohne Vacuole würde, bei mangelnder Neuzufuhr, eine allmähliche Entfernung des Asparagins aus dem Plasmodium erzielt werden. Dieses Ziel wird aber bei den in Wasser gehaltenen Plasmodien viel schneller durch Exosmose des Asparagins erreicht. Diese hat zur Folge, dass die Kryställchen dieses Stoffes mehr und mehr sich verkleinern und endlich schwinden, worauf dann die weitere osmotische Ausgabe des Asparagins die allmähliche Verkleinerung der Vacuolen herbeiführt. Diese waren in einigen Versuchen nach 5 bis 8 Stunden so ziemlich auf die geringe Grösse normaler Vacuolen reducirt, wenn die Plasmodien sich in ausreichender Menge von Wasser befanden und damit die günstigsten Bedingungen für exosmotische Bewegung geboten waren. Eine solche hört natürlich auf, sobald die Plasmodien in gesättigte Asparaginlösung gebracht werden, und da damit ebenfalls der Turgordruck in den Asparaginvacuolen aufgehoben ist, gehen diese bald auf entsprechend geringe Grösse zurück.

Das Asparagin vermag also verhältnissmässig leicht durch Hautschicht und Vacuolenwand der Plasmodien zu diosmiren, die auch Gypslösung, wie wir noch hören werden, leicht passiren lassen, während sie z. B. Anilinblau keinen Durchtritt gestatten. In diesen Eigenschaften aber stimmen präformirte und künstlich erzeugte Vacuolen überein und sie entsprechen also specifischen Befähigungen der Plasmodien, welche für die genannten Körper anscheinend viel leichter permeabel sind, als die Protoplasten höherer Pflanzen[2].

---

1) Vgl. vorige Abhandlung p. 159.

2) Über die Diosmose von Asparagin und Gyps durch die Zellen anderen Pflanzen ist nichts näheres bekannt. Die Erfahrungen über Asparagin als wandernden Körper geben in dieser Hinsicht keinen bestimmten Aufschluss.

Als Beispiel für die relativ schnelle diosmotische Ausgabe von Asparagin sei folgender Versuch mitgetheilt, in welchem das kleine Plasmodium unter Deckglas sich befand, das umgebende Wasser aber vermittelst capillarer Durchsaugung fortwährend langsam erwärmt wurde (Tpt. 16—19° C.). Eine Stunde nachdem zahlreiche Vacuolen durch Auswaschen erzeugt worden waren, konnte man an den eingeschlossenen Asparaginstückchen schon eine Verkleinerung erkennnen, die nach einer weiteren Stunde erheblich fortgeschritten war. Nach 3 Stunden, vom Beginn ab gerechnet, waren nur noch in einzelnen Vacuolen kleine Reste von Asparaginstückchen vorhanden. Auch diese waren nach 4 Stunden ganz verschwunden, und die Vacuolen hatten, theilweise schon sehr erheblich, an Grösse abgenommen. Nach 5 Stunden waren Vacuolen von auffälliger Grösse nicht mehr zugegen.

Zweifellos ist das Asparagin nicht nur in das Protoplasma, sondern auch durch die Hautschicht in das umgebnde Wasser gelangt. Denn an einen Consum der relativ grossen Menge Asparagin in so kurzer Zeit ist ebensowenig zu denken, wie an eine Aufstapelung dieser Menge als Lösung im Protoplasma. Auch wird die Exosmose des Asparagins aus dem Plasmodium direct damit erwiesen, dass die fernere Auflösung der in den Vacuolen eingeschlossenen Krystalle nach einiger Zeit kaum noch weiter fortschreitet, wenn ein mit vielen Asparaginstückchen versorgtes Plasmodium in thunlichst wenig Wasser gehalten wird, das allmählich mit Asparagin sich sättigt.

Das diosmotische Eindringen des Asparagins von aussen in das Plasmodium und dessen Vacuolen ist zwar zur Zeit nicht mit aller Sicherheit erwiesen, indess nicht zu bezweifeln. Vielleicht hängt übrigens zum Theil die Accommodation der Plasmodien an Asparaginlösung mit der entsprechenden diosmotischen Aufnahme dieses Körpers zusammen.

Dass präformirte und künstlich erzeugte Vacuolen sich hinsichtlich der Exosmose des Asparagins gleich verhalten, folgt schon daraus, dass letzteres gleicherweise aus allen grossen Vacuolen verschwand, wenn auch eine Anzahl dieser aus präformirten Vacuolen hervorgegangen war, die Asparaginkryställchen verschluckt hatten. Übrigens verfolgte ich auch eine derartig entstandene Vacuole, die durch ein ausserdem aufgenommenes Stückchen Indigo von bestimmter Gestalt sicher markirt war, und fand, dass die gänzliche Auflösung des nicht grossen Asparaginstückchens in etwas weniger als 3 Stunden erreicht war.

b) Vacuolenbildung durch Gyps.

Kryställchen von Gyps werden, in gesättigter Lösung dieses Körpers geboten, leicht und ohne merkliche Störungen in der Gestaltungsthätigkeit des Plasmodiums aufgenommen und verhalten sich im Innern dieses wie Asparagin in gesättigter Lösung und also auch wie unlösliche Fremdkörper. Nach Einbetten der Plasmodien in

reines Wasser entstehen Vacuolen in analoger Weise wie in derartigen Versuchen mit Asparagin, doch weit langsamer, und selbst bei dauernder Erneuerung des umgebenden Wassers trifft man noch nach 1 Stunde Gypsstückchen, welche keine Vacuole um sich bildeten. Es hängt dieses offenbar mit der verhältnissmässig geringeren Löslichkeit des Gypses zusammen, und dieserhalb erreichen auch die Vacuolen geringere Grösse, welche bei kugelförmiger Gestalt im Maximum bis etwa 0,04 mm stieg. Bei langgestreckter Gestalt der Krystalle waren die Vacuolen gewöhnlich entsprechend in die Länge gezerrt und anscheinend kommt bei solcher Anpressung zweier Enden an die Vacuolenwand häufiger ein Austritt der Krystalle aus den Vacuolen zu Wege[1]).

Dieser Verhältnisse halber ist nun zwar Gyps weniger günstig als Asparagin, um direct die Neubildung von Vacuolen zu verfolgen. Doch gelingt solches immerhin bei einiger Geduld und die Beobachtungen liefern eine vollkommene Bestätigung der mit Asparagin erhaltenen Resultate.

Auch Gyps exosmirt aus den Vacuolen und auch aus dem Plasmodium, doch vergehen wohl 10 bis 20 Stunden ehe, selbst unter günstigen Bedingungen, die letzten Gypsstückchen gelöst sind und die Vacuolen sich wieder verkleinert haben. Da aber diese Verlangsamung schon durch die geringe Löslichkeit des Gypses bedingt sein könnte, lässt sich nicht bestimmt behaupten, dass die Plasmodien für Gyps schwieriger permeabel sind, als für Asparagin.

Die fernere empirische Erfahrung, dass die ungelösten Gyps enthaltenden Vacuolen beim Erwärmen von 16 auf 19° C. ihr Volumen nicht merklich ändern, steht in vollem Einklang mit der in diesen Temperaturgrenzen wenig veränderten Löslichkeit des Gypses. Zugleich aber wird durch diese Thatsache ein weiterer Beweis dafür geliefert, dass die Vergrösserung der Asparaginvacuolen mit dem Erwärmen nur eine Folge der mit der Löslichkeit gesteigerten osmotischen Wirkung des flüssigen Inhalts ist und also nicht irgend andere, mit der Wärme veränderliche Eigenschaften des Protoplasmakörpers eine wesentliche Rolle mitspielen.

---

1) Es wurden kleine durch Fällung erhaltene und noch weiter zerriebene Kryställchen verwendet.

Nach Goldammer[1]) enthält gesättigte Gypslösung bei 15° C. in 497, bei 30° C. in 475 Theilen 1 Theil wasserfreies Calciumsulfat. Übrigens wird die Löslichkeit durch Gegenwart anderer Stoffe zum Theil in etwas beeinflusst. Entsprechend der geringeren Löslichkeit ist aber auch die osmotische Leistung gesättigter Lösungen für Gyps viel geringer, als für Asparagin. Denn von letzterem lösen sich bei 13° C. 1,6 Proc., von wasserfreiem Calciumsulfat aber nur 0,2 Proc. Dabei ist die osmotische Leistung der Asparaginlösung bei gleicher gewichtsprocentiger Concentration der Calciumsulfatlösung ein wenig überlegen. Denn der isosmotische Coefficient ist wohl mit Gewissheit für beide 2,[2]) das Molekulargewicht, das also direct die Relation der osmotischen Leistung anzeigt, beträgt für Asparagin 131,6, für Calciumsulfat 135,6.

c) Vacuolenbildung durch Vitellin.

Neubildung und Vergrösserung präformirter Vacuolen wird auch durch Krystalloide von Vitellin erreicht, die leicht in das Plasmodium aufgenommen werden. Zwar sind diese Krystalloide in reinem Wasser fast unlöslich, im Protoplasma aber erfahren sie eine allmähliche Auflösung. Hierdurch wird also langsam osmotisch wirksame Substanz geschaffen, die in jedem Falle zur Vergrösserung und Erhaltung von Vacuolen nothwendig ist und ausserdem wird die Neubildung von Vacuolen, oder richtiger die der abgrenzenden Plasmahaut, wohl wesentlich dadurch unterstützt, dass die Krystalloide von Wasser durchtränkte Körper sind. Da aber die Existenz der Vacuolenhaut erst durch Ansammlung von Flüssigkeit in derselben bemerklich wird und die dazu nothwendige Lösung der Krystalloide langsam und an verschiedenen Krystalloiden in sehr ungleichem Grade von statten geht, so erscheinen die Vacuolen nur allmählich und es bedarf einiger Geduld und sorgfältiger Beobachtung, um einmal die Neubildung einer Vacuole unzweifelhaft zu constatiren. Diese Neubildung wird durch Wasserwechsel um das Plasmodium nicht, wie bei Gyps u. s. w., wesentlich befördert, da ja die ausserhalb des Organismus befindlichen Krystalloide fast ungelöst bleiben. Eine Entfernung dieser Krystalloide ist indess für Beobachungen zu empfehlen, um eine weitere Aufnahme in das Plasmodium zu verhindern.

---

1) Koller, Praktische Herstellung von Lösungen 1888, p. 105.

2) Wie für Magnesiasulfat, resp. Kohlehydrate; vgl. de Vries, Jahrb. f. wiss. Botanik 1884, Bd. XIV, p. 537 u. 615.

Vermittelst der Krystalloide lassen sich auch lösliche Körper, die in jene gespeichert werden, in das Plasmodium und in die Vacuolen einführen. Und da die so gefärbten Krystalloide sich in dem Plasmodium wesentlich wie die ungefärbten verhalten, sind die gefärbten um so mehr zu Studien vorzuziehen, als sie jederzeit leichter in dem Organismus zu verfolgen sind.

Ich operirte namentlich mit Krystalloiden, welche mit Anilinblau (in Wasser löslichem) tingirt waren und Fig. 2 (Taf. II) zeigt ein Plasmodium, dem seit 8 Stunden, durch Übertragen in reines Wasser, fernere Aufnahme von aussen abgeschnitten war. In diesem, wie in jedem anderen Falle, sind die blauen Vacuolen von sehr ungleicher Grösse, wurden übrigens bis zu einem Durchmesser von 0,05 mm beobachtet. Dabei ist die Färbung mehr oder weniger tief blau und im Innern erkennt man zunächst noch die ungelösten Reste des Vitellins.

Übrigens verhalten sich diese blauen Vacuolen analog wie andere Vacuolen, bieten aber durch ihre Färbung mancherlei Vortheile. So ist z. B. eine bestimmte Vacuole längere Zeit gut zu verfolgen, wenn man dafür sorgt, dass nur eine oder wenige blaue Vacuolen sich in in einem Plasmodium befinden. Ferner wurde die Vereinigung der blauen Vacuolen mit farblosen Vacuolen verschiedenen Ursprungs verfolgt. So konnte u. a. beobachtet werden, dass eine eben wieder entstandene pulsirende Vacuole mit einer blauen Anilinvacuole verschmolz und das so erzielte Product die Pulsationen einstellte. Ebenso vereinigten sich aber auch solche blaue Vacuolen mit Vacuolen, die durch Asparagin in der früher beschriebenen Weise neugebildet worden waren. In diesen Versuchen war Asparagin in Plasmodien eingeführt, welche zuvor blau gefärbtes Vitellin aufgenommen hatten.

Die Vitellinvacuolen verschwinden, ebenso wie andere, theilweise durch Ausstossen, theilweise durch Austritt des gelösten Inhalts. Da aber letzteres bei der langsamen Lösung des Vitellins nur sehr allmählich geschieht, so würden sich diese Vacuolen lange halten können, wenn nicht Ausstossen der Vacuolen und der eingeschlossenen ungelösten Masse zur Beseitigung wesentlich mithülfen. Immerhin habe ich zuweilen einzelne ungefärbte oder gefärbte Vitellinvacuolen bis zu 3 und 4 Tagen verfolgt, während in anderen Fällen schon nach 2 Tagen sämmtliche Vitellinvacuolen aus dem Plasmodium beseitigt waren.

Nach Lösung des Vitellins beginnt anscheinend allgemein eine Verkleinerung der bezüglichen Vacuole und darnach muss das gelöste Vitellin durch die Vacuolenhaut diosmiren, mag aber wohl ganz oder theilweise im Protoplasma zu Ernährungszwecken verwandt werden. Aus dieser Exosmose und der ungleich schnellen Auflösung der einzelnen Krystalloide wird die sehr verschiedene Grösse dieser Vacuolen verständlich. Zieht man dazu noch die relativ geringe osmotische Leistung gelöster Eiweissstoffe[1]) in Betracht, so ist auch begreiflich, dass die maximalen Grössen für die Asparaginvacuolen ansehnlicher ausfallen, als für die Vitellinvacuolen. Wie viel für die Vergrösserung letzterer die Miteinführung von Anilinblau beiträgt, habe ich nicht zu ermitteln gesucht. Übrigens kommt auch dem Anilinblau eine relativ nicht ansehnliche osmotische Leistung zu[2]).

So weit meine Beobachtungen ein Urtheil gestatten, vermag Anilinblau nicht oder jedenfalls nur in verschwindend geringem Grade aus den Vacuolen zu diosmiren. Denn nach der vollständigen Lösung des Krystalloides und des in diesem gespeicherten Farbstoffs bewahrten die Vacuolen, so lange sie beobachtet wurden (bis 24 Stunden), ihre blaue Färbung und wurden mit der Verkleinerung anscheinend tiefer gefärbt[3]). Es stimmt dieses auch mit der früher gewonnenen Erfahrung, nach der das von aussen gebotene Anilinblau nicht in andere Pflanzen und anscheinend auch nicht in das Plasmodium von Chondrioderma eindringt[4]) und ich kann noch hinzufügen, dass bei solcher Behandlung die in einem Plasmodium eingeschlossenen farblosen Vitellinvacuolen keine Färbung annehmen. Eine die Exosmose verhindernde Speicherung durch das in den Vacuolen gelöste Vitellin ist übrigens auch deshalb kaum anzunehmen, da wenigstens die Diosmose anderer Anilinfarben durch gelöstes Albumin nicht verhindert wird[5]).

Zu meinen Versuchen diente von Grübler bezogenes und vermuthlich aus Kürbissamen dargestelltes krystallisirtes Vitellin. Zur Imprägnirung mit

---

1) Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 74, 175.

2) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 302.

3) Man vergleiche dazu die schnelle Exosmose von Asparagin und Gyps, p. 204.

4) Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen Bd. II, p. 269. Ein neuerer Versuch mit Chondrioderma liess keine Aufnahme von Anilinblau erkennen.

5) Pfeffer, l. c., p. 282.

Anilinfarben[1]) wurde eine kleine Menge der Krystalloide in einem Glasschälchen mit der Farbstofflösung (etwa 0,1 bis 0,01 Proc. enthaltend) übergossen, nach 24 Stunden die Lösung entfernt, mit etwas Wasser abgespült und zu fernerem Gebrauche in dem Glasschälchen dem Abtrocknen überlassen. Anilinblau und Congoroth wird in reichem Maasse, Methylenblau in etwas geringerer Menge in den Krystalloiden gespeichert. Das gefärbte oder ungefärbte Vitellin, welches aus einzelnen oder aggregirten Kryställchen besteht, wurde in üblicher Weise dem Plasmodium zur Aufnahme geboten.

In reinem Wasser ist zwar das Vitellin unlöslich, da aber verschiedene Stoffe mehr oder weniger lösend wirken[2]), ist nicht zu sagen, ob nur irgend welche Salze im Plasmodium und in der Vacuole Lösung erzielen, oder ob dabei auch ein Enzym mitspielt[3]). Übrigens geht Vitellin aus verschiedenen Ursachen in eine unlösliche Modification über[4]) und solche partielle Umwandlung pflegt auch in sehr verschiedenem Grade einen Theil der Krystalloide betroffen zu haben. Dieserhalb bleibt, wie ebenso beim Lösen in Dinatriumphosphat, vielfach ein gequollener, ungelöster Körper in den Vacuolen, welcher bei Gegenwart von Anilinblau tief tingirt ist und bei flüchtiger Betrachtung zuweilen den Eindruck erwecken kann, als ob in der Vacuole eine zweite kleinere eingeschachtelt wäre.

Schon dieser quantitativen Differenz halber werden offenbar die einzelnen Krystalloide nicht gleich schnell im Plasmodium gelöst. Ausserdem sind wohl nicht überall im Protoplasma und sicher nicht in den verschiedenen Vacuolen dieselben Bedingungen gegeben. Abgesehen von dem besonderen Inhalt künstlich erzeugter Vacuolen wird eine Differenz in den normal entstandenen Vacuolen z. B. damit angezeigt, dass die aufgenommenen Carminstückchen der Regel nach in Chondrioderma ungelöst bleiben, ausnahmsweise aber auch einmal eine durch Lösung roth gefärbte Vacuole gefunden wird[5]).

Erwärmung scheint auf die Lösung des Vitellins in dem Plasmodium keine auffällige Einwirkung zu haben, wenigstens vergrösserten sich die durch Anilinblau gefärbten Vacuolen nicht auffällig, als von 17° C. auf 29° C. erwärmt wurde.

---

1) Über Speicherung von Anilinfarben in Krystalloiden vgl. Schimper in Lehmann's Molekularphysik 1888, Bd. I, p. 572.

2) Vgl. Fr. Schwarz, Zusammensetzung d. Protoplasmas 1887, p. 203.

3) Über Verdauung durch Plasmodien vgl. Lister, Annals of Botany 1888/89, Bd. II, p. 7.

4) Vgl. Schwarz, l. c.

5) So ist auch vollständig erklärlich, warum, der Regel entsprechend, de Bary (Pilze 1884, p. 487) bei Carminaufnahme in das Plasmodium von Chondrioderma keine farbigen Vacuolen fand. Wenn solche dagegen de Bary bei Didymium serpula beobachtete, so muss andererseits fraglich bleiben, ob dieses jedesmal zutrifft.

d) Methylenblau in Vitellinvacuolen.

Die Vitellinkrystalloide werden zwar durch Methylenblau weniger intensiv gefärbt und bei längerem Stehen mit Wasser kann ihnen der Farbstoff mit der Zeit wieder ziemlich entzogen werden, immerhin aber gelingt es, bei schneller Aufnahme schön blaue Krystalloide in Vacuolen zu finden. Diese werden nie so tief blau wie mit Anilinblau und verlieren mit der Zeit den gelösten, wie den grösseren Theil des imbibirten Farbstoffs, da nach 10 bis 24 Stunden die ungelösten Theile des Krystalloids ziemlich ungefärbt sein können. Demgemäss exosmirt Methylenblau aus der Vacuole, wie umgekehrt auch dieser Farbstoff von aussen diosmotisch in das Plasmodium dringt[1]).

e) Einführung von Congoroth und Lacmus.

Reichlich wird in Vitellinkrystalloiden Congoroth gespeichert und der in beschriebener Weise in den Vacuolen eingeführte Farbstoff scheint, wie Anilinblau, aus den Vacuolen nicht zu exosmiren[2]). Dieser Farbstoff, der neutral und alkalisch roth[3]), in saurer Lösung aber blau ist, giebt so einen Indicator für die Reaction in der Vacuolenflüssigkeit ab, die nach ihrer rothen, höchstens ein wenig ins bläuliche spielenden Färbung neutral oder eine Spur sauer reagiren muss. Dem entsprechend wurde eine deutliche Bläuung der Vacuolen erzielt, als die Plasmodien in 0,02procentige Citronensäure kamen. Zugleich ist auch damit erwiesen, dass durch die Plasmodien, wie durch die lebenden Protoplasmakörper anderer Zellen, Citronensäure ohne Schädigung zu diosmiren vermag[4]).

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 222. — Gerbsaures Methylenblau verhält sich gegenüber Plasmodien wie Carmin und andere in Wasser unlösliche Körper.

2) Ein entsprechendes Resultat erhielt ich mit anderen Pflanzen. Tübinger Unters., l. c., p. 268.

3) Als Indicator empfohlen von Julius, sowie von Hösslin (Chem. Centralblatt 1886, p. 435). In Lösungen ist Congoroth, auch bei Gegenwart von Eiweissstoffen sehr empfindlich, während in gespeichertem Zustande erst ein ziemlicher Überschuss von Säure Bläuung erzielt. Es verhält sich also darin ähnlich wie Cyanin. Vgl. Pfeffer, l. c., p. 260.

4) Pfeffer, l. c., p. 290. Nach Versuchen von de Vries (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIV, p. 460) scheint Citronensäure relativ langsam in die Zellen von

Auch Versuche mit Lacmus führten zu gleichem Resultate, indem Stückchen des direct dargebotenen Farbstoffs, welche in Vacuolen geriethen, in diesen schwach saure oder neutrale Reaction anzeigten. Da aber, wie schon erwähnt wurde, in demselben Plasmodium der Vacuoleninhalt Differenzen bieten kann, so ist es um so mehr möglich, dass derselbe in anderen Fällen eine stärker saure Reaction besitzt, wie solches von Metschnikoff[1]) für Didymium farinaceum, Spumaria alba und andere Myxomyceten mitgetheilt wurde.

Auch die Bewahrung der rothen Farbe in den mit Alkanna gefärbten Öltröpfchen[2]) während ihres Aufenthaltes in Plasmodien beweist, dass sich in jenen die wahrscheinlich von Haus aus schwach saure Reaction nicht ändert.

f) Versuche mit anderen Körpern.

Auf mehr beiläufige Versuche mit einigen anderen Körpern mag nur kurz hingewiesen werden.

Das normale Calciumphosphat verhält sich insofern ähnlich wie Vitellin, als es in reinem Wasser unlöslich ist, jedoch im Plasmodium allmählich gelöst wird und ebenfalls aus dem Plasmodium exosmirt. Eine solche Lösung in dem Plasmodium ist übrigens leicht verständlich, da dieselbe schon durch Kohlensäure herbeigeführt werden kann.

In ähnlicher Weise, jedoch kaum so gut als durch Gyps, konnten auch durch die schwer löslichen Körper Phloridzin und Gentianablau Vacuolen erzeugt resp. vergrössert werden.

g) Methodische Hinweise.

Gegenüber denjenigen Zellen, die im Allgemeinen nur diosmirende Körper in sich aufnehmen, bieten die Plasmodien und sich ähnlich verhaltende Protoplasmakörper eine für die wissenschaftliche Untersuchungsmethode ungemein bedeutungsvolle Eigenschaft. Denn mit der Einführung der verschiedenartigsten Körper ist es möglich, auch Stoffe zu incorporiren, die geeignet sind für sich oder im Vereine mit anderen Reagentien Aufschluss

---

Begonia manicata zu diosmiren. — Über die gewöhnlich alkalische Reaction des Plasmas, die indess auch gelegentlich sauer werden kann, vgl. Pfeffer, l. c., p. 295. — Hinsichtlich der alkalischen Reaction der Plasmodien siehe auch Reinke, Unters. a. d. botan. Laboratorium in Göttingen 1881, Heft II, p. 9.

1) Centralblatt f. Bacteriologie 1889, Bd. 5, p. 513. — Über ähnliche Beobachtungen in Amöben und Infusorien vgl. Engelmann in Hermann's Handbuch der Physiologie 1879, p. 349.

2) Vgl. die vorige Abhandlung p. 152.

über die Zustände und Vorgänge im Protoplasma oder in den Vacuolen zu geben. Diese der grössten Mannigfaltigkeit fähige Methode wird unzweifelhaft dazu berufen sein, in der angedeuteten Richtung eine grosse und wichtige Rolle zu spielen. Die Gesammtheit der sich so eröffnenden Perspectiven lässt sich natürlich nicht sogleich überschauen und es wird auch kaum geboten sein, einige vorgezeichnete Bahnen näher zu discutiren. Einige allgemeine Hinweise glaube ich jedoch hier beifügen zu sollen, in der Hoffnung, dass vielleicht in weiteren Kreisen die Beachtung dieser Methodik angeregt wird.

In dem angedeuteten Sinne können natürlich auch lebendige Organismen[1]) verwendet werden, und das Verhalten dieser und ihrer Functionen unter normalen und künstlichen Bedingungen bietet in verschiedener Weise physiologische Reagentien, zu denen auch ein Erlöschen des Lebens in gegebenen Fällen zählt.

Todte Körper können ebensowohl in das Protoplasma, als in Vacuolen eingebettet werden und ersteres ist ebenfalls für lösliche Stoffe möglich, sofern diese in gesättigter Lösung geboten werden. Übrigens ist eine Lösungserscheinung an sich eine unter Umständen sehr werthvolle Reaction, die dann, wenn sie erst unter bestimmten Bedingungen und Combinationen eintritt, noch weitere Schlüsse gestatten kann. In dieser zuletzt angedeuteten Weise sind sicher solche Erfahrungen vielfach verschiedenen Zwecken dienstbar zu machen und ein eingeführter Körper kann wiederum als Reagens für einen anderen ausgenutzt werden. In einfachster Form geschah dieses in der Benutzung des Congoroths für den Nachweis, dass gelöste Citronensäure die Plasmodien durchwandert. Nahe liegt es ferner, Stoffe einzuführen, die, indem sie speichernd wirken, diosmotische Einwanderung anderer Körper erkennen lassen[2]). In anderer Weise bietet Methylenblau oder Indigcarmin mit etwas Eisenzusatz die Möglichkeit, das Eindringen des Wasserstoffsuperoyxds zu erkennen[3]).

Die Mittel aber, lösliche und nicht diosmirende Körper in das Plasmodium zu spediren, sind natürlich mit dem immer nur für bestimmte Fälle verwendbaren Vitellin (oder einem anderen Proteïnstoff) nicht erschöpft. Es gelingt z. B. auch, sehr kleine mit einer Niederschlagsmembran aus gerbsaurem Leim umhüllte Bläschen mit ihrem flüssigen Inhalt[4]) zur Aufnahme in Plasmodien

---

1) Vgl. vorige Abhandlung p. 153.

2) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen Bd. II, p. 182, 324.

3) Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge *i.* d. lebenden Zellen 1889, p. 99. — Beiläufig sei bemerkt, dass auch Platinmol reichlich und ohne Nachtheil in Plasmodien aufgenommen wird und so auch ein Mittel bildet, um gewisse Fragen in Angriff zu nehmen.

4) Auf solche Operation ist z. Th. auch die früher nur kurz (Tübinger Unters. Bd. II, p. 322 Anmerk. und Oxydationsvorgänge 1889, p. 565) ange-

zu bringen und anscheinend können sehr kleine Splitter engster Glascapillaren ebenfalls mitsammt dem capillar eingesogenen Inhalt zur Aufnahme gebracht werden.

Ausserdem hat man nicht nöthig, ausschliesslich chemische Reactionen an den eingeführten Stoffen auszunutzen und wir werden u. a. noch erfahren, wie auch mechanische Wirkungen auf eingenommene Körper für bestimmte Zwecke ausgebeutet werden können.

D. Näheres über die Bildung der Vacuolen und der Vacuolenhaut.

Nachdem die Entstehung von Vacuolen durch Lösung eingeführter Fremdkörper im Allgemeinen mitgetheilt ist, muss hier noch näher bewiesen werden, dass es sich hierbei um wirkliche Neubildungen, nicht etwa um Aufnahme in präformirte Vacuolen handelt. Weiterhin soll dann auch noch die Übereinstimmung zwischen normalen und künstlichen Vacuolen dargethan werden.

Asparaginkrystalle, die nicht in Vacuolen aufgenommen sind, sieht man in Vacuolen plötzlich mit der eingeleiteten Lösung erscheinen und darin liegt schon ein schwer wiegender Beweis dafür, dass es sich um Neubildungen handelt. Thatsächlich lehrt auch ein genauer Verfolg des Vorgangs, dass die Krystalle zuvor unmittelbar im Protoplasma eingebettet lagen, also nicht von einer Vacuole oder Vacuolenhaut umgeben waren, während bei der plötzlich eingeleiteten Bildung die benachbart liegenden präformirten Vacuolen nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Solche Beobachtungen wurden ebensowohl an kleinen als an grossen Asparaginstückchen angestellt (vgl. Fig. 5 u. 6). Der Vortheil der Grösse wird theilweise durch die körnige Trübung der dickeren Plasmodiumstränge aufgehoben und am besten, aber auch mit voller Sicherheit, übersieht man alle Einzelheiten, wenn die Beobachtungen in dünnen möglichst körnchenfreien Strängen angestellt werden, welche immerhin in günstigen Fällen Asparaginkrystalle bis zu 0,015 mm aufnehmen können. Dabei kann man immer Stränge wählen, in denen wenigstens für kurze Zeit die Bewegung stille steht und der Krystall sich also während der

---

deutete Einführung von Indigcarmin mittelst flüssigen Leims zurückzuführen. Von diesem waren nach dem Färben und Trocknen kleine Partikel zunächst mit etwas Gerbsäurelösung abgespült worden.

Vacuolenbildung nicht verschiebt. Theilweise wurde auch die Beobachtung angestellt, nachdem zuvor durch Chloroformwasser in der früher beschriebenen Weise die Plasmaströmung sistirt ward.

Die directe Erfahrung lehrt aber auch, dass, so lange Lösung vermieden ist, lösliche Stoffe in präformirte Vacuolen nicht reichlicher aufgenommen werden, als indifferente unlösliche Körper, von beiden also der Regel nach nur ein kleiner Bruchtheil in Vacuolen eingebettet erscheint. Für ansehnlichere Krystalle unterbleibt solche Aufnahme ganz, wenn sie die vorhandenen Vacuolen an Grösse überragen und man kann sich gut überzeugen, dass irgend ein Modus der Aufnahme, der ja immer eine entsprechende Vergrösserung und Formänderung einer Vacuole oder ein Zusammenwirken mehrerer Vacuolen voraussetzt, nicht stattfindet. Vielmehr bringen es von Anbeginn der Aufnahme ab sogar die gegen einen Asparaginkrystall gewaltsam durch die Plasmaströmung getriebenen Vacuolen nicht zu einer Adhäsion oder zu einer Ausbreitung und entfernen sich, von der Protoplasmabewegung getrieben, ebenso leicht wieder von dem Fremdkörper.

Diese gegenseitigen Verhältnisse bleiben aber dauernd dieselben, nachdem die Lösung des Krystalls eingeleitet ist. So lange keine Vacuole um den Asparaginkrystall enstand, verhalten sich auch die nächst herumliegenden oder angetriebenen Vacuolen in besagter Weise indifferent, obgleich doch jetzt die zur Vacuolenbildung führende Lösung eintrat, und demgemäss von den Asparaginstückchen aus gelöste Molekeln sich verbreiten. Wenn dann aber plötzlich die Vacuolenabgrenzung um den Fremdkörper realisirt ist, kann auch irgend eine andere Vacuole mit dieser neugebildeten verschmelzen, doch tritt, wie wir noch hören werden, Verschmelzung der Vacuolen überhaupt nicht allzureichlich ein. Ganz ebenso verhält es sich auch mit den pulsirenden Vacuolen, welche gleichfalls nach begonnener Lösung neben dem Asparaginstückchen, wie zuvor, verschwinden und wieder erscheinen. Uebrigens geht die Neubildung unserer Vacuolen auch vor sich, wenn die Thätigkeit der pulsirenden Vacuolen durch Chloroform sistirt wurde.

Mit diesen Erfahrungen sind aber auch die hypothetischen Tonoplasten von de Vries ausgeschlossen, denn diese Vacuolenbildner sollen ja nur Vacuolenanfänge sein und müssten zunächst zu sichtbaren Vacuolen werden, um eine Aufnahme der festen Körper zu Wege zu bringen.

Eine Gruppirung und ein Zusammenschliessen dieser supponirten Vacuolenbildner um das Asparaginstückchen und eine Entstehung der Vacuolenwand auf diese Weise ist von de Vries und den seiner Ansicht Folgenden bisher nicht gerade postulirt worden. Jedenfalls vermag man bei künstlicher Neubildung von Vacuolen im Hyaloplasma oder Körnerplasma mit den besten optischen Mitteln kein Zusammenwirken sichtbarer Theilchen wahrzunehmen und eine derartige Hypothese müsste schon den misslichen Sprung ins Unsichtbare machen[1]). Es liessen sich aber auch ausserdem verschiedene schwerwiegende Einwände erheben, von denen hier nur ein sehr gewichtiger herbeigezogen werden soll. Dieser ist damit gegeben, dass überhaupt die Vacuolenhaut erst durch die Lösungsvorgänge entsteht und nicht schon zuvor um das Asparaginstückchen vorhanden war. Denn häufig bei langsamer, seltener, aber doch zuweilen, bei schnellerer Lösung des Asparagins kommt es vor, dass trotz allmählich weitgehender Lösung des Krystalls keine Vacuole um ihn erscheint (vgl. p. 201). Eine Vacuolenhaut kann dann nicht vorhanden sein, da mit deren Existenz, so gut wie in benachbarten Vacuolen, das gelöste Asparagin durch osmotische Leistung auch eine sichtbare Vacuole erzielt haben müsste.

Mit diesem Nachweis ist zugleich gezeigt, dass nicht etwa die Fremdkörper beim Passiren der Hautschicht, also während der Aufnahme, mit Plasmahaut umkleidet werden. Gegen solche Abstammung der Vacuolenhaut spricht ferner auch die Erfahrung, dass ein Asparaginkrystall, nachdem er aus einer Vacuole ausgestossen ist, sogleich wieder um sich eine Vacuole bilden kann.

In den hier zu discutirenden Fragen ist es entscheidend, wenn nur für einen Fall eine Neubildung von Vacuolen festgestellt werden kann. Es kommt also auch zunächst nicht darauf an, ob alle im Protoplasma zur Lösung kommenden Stoffe ein gleiches Verhalten zeigen. Jedenfalls trifft dieses dem Wesen der Sache nach bei Gyps und mit Anilinblau gefärbtem Vitellin zu. Doch ist mit diesen sich langsam

---

1) Ebenso ist auch beim Durchschneiden der Plasmodien (vgl. p. 193) kein Zusammenschliessen von differenzirten Organen zu bemerken. Sollte aber irgendwo eine Aggregirung von Vacuolen zur Hautschichtbildung führen, so hätte das bei dem genetischen Verhältniss beider nichts Auffallendes. Übrigens dürfte auch dann, wenn Vacuolen ihren Inhalt nach aussen durch einseitiges Aufreissen entleeren, die Vacuolenhaut im Allgemeinen direct an dieser Stelle zur Plasmahaut werden können.

lösenden Körpern die Vacuolenentstehung nicht so schnell und sicher zu erzielen und so habe ich aus guten Gründen die eingehendsten Untersuchungen mit Asparagin angestellt.

Die Vacuolen können also, wie streng nachgewiesen wurde, als Neubildungen entstehen und damit ist ebenfalls sicher gestellt, dass die sie abgrenzende Plasmaschicht, die Vacuolenhaut, ein Differenzirungsproduct aus dem Cytoplasma ist. Natürlich muss das Protoplasma nicht seiner ganzen Masse nach zur Bildung von Plasmahaut geeignet sein und wie Zellkern und Chromatophoren scheinen auch die verschiedenen Differenzirungsproducte, die wir als Mikrosomen zusammenfassen, allgemein an dem Aufbau der Plasmahaut keinen Antheil zu haben. Denn die Vacuolen entstehen ebenso in körnchenfreien Plasmodiensträngen, und in der Vacuolenhaut scheinen, so weit die meist sehr geringe Mächtigkeit dieser ein Urtheil gestattet, bei Entstehung im Körnerplasma mikrosomatische Körper zu fehlen. Dieses ist ja evident in der Hautschicht, die bekanntlich im Plasmodium zu mehr oder weniger mächtigem Hyaloplasmasaum erweitert ist, dessen Entstehung durch Auswandern der Körnchen direct verfolgt werden kann. Auch für die Hautschicht wurde direct (p. 193) Neubildung aus dem Cytoplasma und zwar ohne Betheiligung der Mikrosomen erwiesen.

Hautschicht und Vacuolenhaut, die wir als Plasmahaut zusammenfassen, sind also genetisch gleichwerthig und die Entstehung von Plasmahaut ist immer gesichert, da mit der freien Oberfläche resp. in dem Contact mit dem fremden Medium die Bedingungen für Bildung der Plasmahaut aus Theilen des Cytoplasmas gegeben sind. In diesen Bedingungen ist aber auch in allem Wechsel der Form und Grösse der Oberfläche die continuirliche Erhaltung der Plasmahaut sicher gestellt, deren Bausteine mit der Entfernung von der Grenze von neuem sich im Cytoplasma vertheilen; jederzeit aber wieder befähigt sind, zum Aufbau von Hautschicht oder Vacuolenwand beizutragen. Diese beiden sind demgemäss ihrem Ursprung nach gleichwerthig und zunächst nur durch ihre räumliche Lage unterschieden. Es ist aber damit natürlich nicht ausgeschlossen, dass sie im Dienste des Organismus verschiedene Eigenschaften und Functionen erreichen. Durch das Bindeglied Cytoplasma können aber die Bausteine von Vacuolenhaut und Hautschicht wechselseitig ineinander übergeführt werden und wie auch direct die Hautschicht mit dem Einführen ins

Innere des Plasmodiums zu Vacuolenhaut werden kann, wurde früher erwiesen (vgl. p. 105). Ebenso kann mit dem Verschwinden von Vacuolen die Vacuolenhaut ihre Existenz einbüssen und dass Wiederaufnahme in das Cytoplasma für die Hautschicht unzweifelhaft möglich ist, folgt aus der Gesammtheit aller Thatsachen.

So wie die Bürger eines Staates mit der Beorderung an die Grenze in besonderen Dienst des Ganzen gestellt werden, der aber mit der Rückkehr ins Innere und mit der Aufnahme anderer Beschäftigungen erlischt, so sind auch Bausteine des Cytoplasmas befähigt, je nach ihrer Lage in der Grenzfläche oder im Innern im Dienste des Protoplasten zweckentsprechend zu functioniren. So wie aber nicht ein jeder Bürger zur Grenzwache herbeigezogen werden kann oder muss, so muss auch nicht jeder beliebige Theil des Protoplasmas zu solchem Dienste befähigt sein oder herangezogen werden und die einmal in die Plasmahaut gelangten Theile müssen nicht nothwendig dauernd oder lange Zeit in dieser verharren. Thatsächlich bleiben ja Zellkern und Chromatophoren der Plasmahaut des Cytoplasmas fern, dasselbe scheint für die verschiedenartigen Mikrosomen zu gelten und wir können durchaus nicht behaupten, dass jedes beliebige Micell des hyalinen Cytoplasmas zum Aufbau von Plasmahaut geeignet ist.

Aber wie dem im Näheren auch sein mag, jedenfalls verliert mit der nachgewiesenen Beziehung zwischen Plasmahaut und Cytoplasma, zunächst mit Rücksicht auf die Myxomyceten, jede Ansicht ihre Berechtigung, welche in irgend einer Form Hautschicht und Vacuolenhaut zu selbständigen und sich autonom erhaltenden Organen stempelt, wie es Zellkern und Chromatophoren sind. Eine solche Hypothese, wie sie bekanntlich von de Vries aufgestellt wurde, hat überhaupt nur einen Sinn, wenn strenge Autonomie für Hautschicht und Vacuolenhaut gefordert wird, denn Erhaltung durch Descendenz kommt natürlich, wie jedem Organismus, auch dem Cytoplasma zu[1]). Nach Widerlegung dieser supponirten Autonomie kann natürlich nicht mehr von Tonoplasten als besonderen Organen für die Vacuolenbildung die Rede sein, und eine Aufrechterhaltung dieser Bezeichnung für die aus Cytoplasma entstehende Vacuolenhaut scheint mir praktisch nicht geboten.

---

1) Vgl. auch Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 322.

Mit dem Hervorgehen aus Cytoplasma verlieren natürlich Hautschicht und Vacuolenhaut nicht an Bedeutung. Um aber in allem Wechsel und trotz der unter Umständen in kurzer Zeit sehr ansehnlichen Vergrösserung oder Verkleinerung der Oberfläche stets die Continuität der Plasmahaut herzustellen und dauernd zu erhalten, muss es nur vortheilhaft erscheinen, dass, mit den gegebenen Bedingungen, das Cytoplasma selbst zur Plasmahaut wird.

E. Übereinstimmung normaler und künstlicher Vacuolen.

In den vorgeführten Untersuchungen ist auch erwiesen, dass die künstlich neugebildete Plasmahaut mit der normal vorhandenen identisch ist. Diese Übereinstimmung folgt für die Hautschicht aus den Versuchen, in welchen das Plasmodium an der Schnittfläche neue äussere Plasmahaut zu bilden hatte (p. 193).

Für die Identität künstlich erzeugter und normal vorkommender Vacuolen und damit der Vacuolenhaut sind bereits ausreichende Argumente an verschiedenen Stellen angeführt (vgl. z. B. p. 202, 207), doch dürfte eine gedrängte Zusammenfassung mit Inbezug noch weiterer Belege geboten sein.

Es ist schlechterdings unmöglich, künstliche Vacuolen nach ihrer Entstehung von präformirten irgendwie zu unterscheiden, und da letztere zur Aufnahme aller, auch löslicher Fremdkörper befähigt sind, so giebt der Inhalt ebenfalls kein Merkmal ab.

Beiderlei Vacuolen werden mit den Protoplasmaströmungen in gleicher Weise mit herumgeführt und erfahren bei Druck, z. B. in engeren Strängen, vermöge der Plasticität der Vacuolenwand, die schon erwähnten mechanischen Deformationen (Fig. 7, 8). Dabei kann es bei entsprechendem Zuge nach zwei Richtungen, wie ein solcher in Fig. 8 im Gange ist, dazu kommen, dass durch Einschnürung und darauf folgende Trennung der beiden Hälften eine Theilung der Vacuole erzielt wird. Eine solche Theilung habe ich auch an Vacuolen verfolgt, deren Neubildung durch Auflösung von Asparagin direct controlirt war. Ausserdem kommen auch Theilungen von Vacuolen im Plasmodium vor, in denen solche mechanische Ursachen wenigstens nicht direct in die Augen springen. Wenn übrigens meine in dieser Richtung ganz unzureichenden Beobachtungen ein Urtheil gestatten, dürfte in den Plasmodien die Vermehrung der Vacuolen

durch Theilung nicht allzu ausgiebig sein und also Neubildung stets eine ausgedehnte Rolle spielen, gleichviel ob innere oder von aussen kommende Ursachen dabei im Spiele sind.

Eine Verschmelzung der Vacuolen unter einander ist zwar kein allzu häufiger Vorgang, kann indess bei einiger Geduld immer beobachtet werden (p. 203). Indess kommt es selbst dann häufig zu keiner Vereinigung, wenn zwei Vacuolen durch die Bewegungsvorgänge in dem Plasmodium gegeneinander getrieben werden. Denn selbst wenn dabei die Annäherung bis auf eine sehr dünne Trennungsschicht geht, werden doch häufig von neuem die Vacuolen von einander entfernt. Um Übrigen vollzieht sich die Verschmelzung ebenso wie in den Zellen anderer Pflanzen und in gleicher Weise bei künstlichen und normalen Vacuolen, die beide auch untereinander sich vereinigen können. Letzteres habe ich u. a. an neu entstandenen Asparaginvacuolen verfolgt (p. 214) und zweimal sah ich eine solche Asparaginvacuole mit einer eben wieder aufgetauchten pulsirenden Vacuole sich vereinen. Dabei hörte eine auffällige Pulsation ebenso auf, wie bei dem Verschmelzen einer pulsirenden, mit einer durch Anilinblau gefärbten Vitellinvacuole, deren Entstehung nicht näher constatirt war (p. 207).

Übrigens sind pulsirende und nichtpulsirende Vacuolen überhaupt durch alle Übergänge verkettet. Dem entsprechend konnte ich gelegentlich kleine blaue Vitellinvacuolen verfolgen, die in grossen und sehr unregelmässigen Intervallen ihren Durchmesser mit mässiger Schnelligkeit verkleinerten und sehr allmählich wieder vergrösserten. In einem concreten Fall fand ich Schwankungen zwischen 0,014 und 0,08 mm. Fast ebenso ansehnlich waren die Dimensionsänderungen, welche ich an einer neuentstandenen kleinen Asparaginvacuole beobachtete. Es ist auch schon darauf hingewiesen, dass die vollständig pulsirenden Vacuolen theilweise durch Neubildung entstehen dürften (p. 192).

In allen Vacuolen ist zur Existenz eine gewisse osmotische Leistung des Inhalts nothwendig, denn ohne eine solche findet unter dem von der Umhüllung ausgehenden Centraldruck Verkleinerung bis zum gänzlichen Schwinden statt. Dem entsprechend verhalten sich auch die durch Asparagin oder Gyps erzeugten Vacuolen mit der exosmotischen Entfernung des gelösten Inhalts. Und wenn bei Ausschluss der Aufnahme von Fremdkörpern die Plasmodien im Allgemeinen nur kleinere Vacuolen zu führen pflegen, so wird damit

geringere osmotische Wirksamkeit der vorhandenen Inhaltsstoffe angezeigt. Thatsächlich erreichen die präformirten Vacuolen durch Einführung von Asparagin gleiche Grösse, wie neuentstandene Vacuolen. Für beide ist somit auch die übliche plastische Dehnbarkeit und Wachsthumsfähigkeit der lebendigen Vacuolenhaut erwiesen.

Ferner stimmt das bis dahin bekannte diosmotische Verhalten überein. Aus künstlichen und präformirten Vacuolen exosmiren also nachweislich Asparagin, Gyps und Methylenblau, während beide Anilinblau nicht diosmotisch verlieren. Ferner nehmen beiderlei Vacuolen feste indifferente Partikel auf und stossen sie auch gelegentlich wieder aus. Ebenso können künstliche wie präformirte Vacuolen ihren gelösten und eventuell auch festen Inhalt in das umgebende Wasser entleeren, indem sie sich nach aussen öffnen.

Für Versuche mit stärkeren plasmolytischen Wirkungen sind die Plasmodien keine günstigen Objecte, da sie gar leicht sich zusammenziehen und mit der Gestaltänderung die Vacuolen durch Ausstossen u. s. w. mehr oder weniger verloren gehen. Immerhin habe ich mich überzeugt, dass durch Einwirkung 5procentiger Lösung von Traubenzucker in dem lebendigen Plasmodium auch die durch Asparagin entstandenen Vacuolen an Volumen abnehmen. Eine Isolirung der Vacuolen unter Tödtung des Organismus gelang in den wenigen derartigen Versuchen überhaupt nur sehr schlecht. Doch sah ich bei plötzlicher Einwirkung von 5procentiger, mit Eosin gefärbter Salpeterlösung zweimal einige Zeit die Vacuolenhaut um Vacuolen erhalten, die noch ein ungelöstes Asparaginstückchen enthielten, für die es aber nicht festgestellt war, ob sie durch Neubildung oder aus präformirten Vacuolen hervorgegangen waren.

F. Allgemeine Bildungsursachen der Vacuolen.

Mit der Neubildung der Vacuolen ist auch eine Entstehung der Vacuolenhaut aus dem Cytoplasma erwiesen und nach den Erfahrungen über Hautschicht und Vacuolenhaut müsste eine solche Bildung unzweifelhaft realisirt werden, wenn ein Tropfen einer wässerigen Lösung ins Innere des Protoplasmas geführt würde. Ein solcher directer Versuch ist zwar noch nicht durchgeführt, doch dürfte, wie schon erwähnt wurde, die anscheinende Begünstigung der Vacuolenbildung um die sich nur langsam lösenden Vitellinkrystalloide wohl auf die Durchtränkung dieser mit Wasser zurückzuführen sein (p. 206). Die gleiche Ursache mag wohl auch wesentlich dazu beitragen, dass die in ein Plasmodium aufgenommenen lebenden Organismen, wie

Pandorina, Chlamidomonas[1]) u. a., gewöhnlich ziemlich bald in eine Vacuole eingebettet erscheinen.

Nachweislich wird aber durch nicht imbibitionsfähige Körper, wie Asparagin und Gyps, in Folge der eingeleiteten Lösung und in Abhängigkeit von dieser die Neubildung von Vacuolen veranlasst. Mit solcher Lösung und der sich daran knüpfenden Diffusion des gelösten Stoffs in das Protoplasma wird in letzterem in der Umgebung des Fremdkörpers in jedem Falle eine gewisse Imbibitionsdifferenz erzielt. Ob nun schon diese Imbibitionsdifferenz die Abgrenzung einer Vacuole veranlasst, oder ob diese Abgrenzung erzielt wird, indem sich an der Oberfläche des sich lösenden Fremdkörpers eine, wenn auch noch so dünne wässerige Flüssigkeit sammelt, die nun wie ein Wassertropfen wirkt, muss ich dahin gestellt lassen. Letzteres kann immerhin entscheidend mit eingreifen, wenn auch nach der Bildung von Vacuolen ohne Gegenwart von ungelösten Fremdkörpern eine genügende Imbibitionsdifferenz als Ursache der Abgrenzung ausreichend erscheint.

Selbstverständlich ruft nicht jede Imbibitionsdifferenz im Protoplasma die Bildung einer Vacuole hervor. Denn in dem begrenzt quellungsfähigen Protoplasma kann der Wassergehalt, wie bei partiellem Austrocknen oder bei Plasmolyse, in gewissen Grenzen schwanken und bei localisirten Stoffwechselprocessen, wie bei Aufnahme oder Ausgabe von Stoffen, sind kleine Abweichungen von homogener Vertheilung gelöster Stoffe unvermeidlich. Dieses trifft ebenso bei jeder Lösung eines eingeführten Fremdkörpers zu und dennoch kann sowohl um Asparagin, wie noch häufiger um Vitellin oder Gyps, die Bildung von Vacuolen unterbleiben, obgleich nachweislich diese Körper sich allmählich lösen (p. 201, 205, 215). Beschleunigte Lösung aber ist der Vacuolenbildung günstig. Wenn diese wirklich, wie es mir schien, im ruhenden Plasma etwas gefördert ist, so würde dieses damit zu erklären sein, dass mit der Bewegung eine beschleunigte Ausgleichung der Imbibitionsdifferenzen herbeigeführt wird.

Da aber auch ohne Entstehung einer Vacuole Stückchen von Asparagin oder Gyps sich allmählich ganz lösen können, so fehlt in solchem Falle, wie schon früher (p. 215) gefolgert wurde, thatsächlich die eigentliche Vacuolenhaut, denn mit der Anhäufung osmotisch

---

1) Vgl. vorige Abhandlung p. 153.

wirkender Substanz müsste diese von dem Fremdkörper abgehoben werden und die Entstehung einer sichtbaren Vacuole veranlassen. Also entsteht in Contact mit jenen Körpern an der Grenzfläche des Protoplasmas keine Plasmahaut von den gekennzeichneten diosmotischen Eigenschaften, während eine solche in Berührung mit wässeriger Flüssigkeit gebildet und erhalten wird. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass die Oberfläche des Protoplasmas in Berührung mit Asparagin oder Gyps gewisse Verschiedenheiten annimmt, welche vielleicht auch der definitiven Abgrenzung der Vacuolenhaut günstig sind. Ebenso ist vollständig unbekannt, ob nicht, abgesehen vom Wasser, die Qualität der Körper eine Rolle spielt, und ob etwa um Öltropfen im Plasmodium eine Plasmahaut von ähnlicher Beschaffenheit wie um Wassertropfen gebildet wird.

Nachdem die Neubildung ächter Vacuolen vermittelst Einführung von Fremdkörpern durchaus sicher gestellt ist, wird man wohl nicht daran zweifeln, dass auch unter gewöhnlichen Lebensverhältnissen in dem Plasmodium neue Vacuolen entstehen können und entstehen. Schon die normale Aufnahme verschiedener Fremdkörper, die ja zum Theil imbibirt sind und auch wohl gewisse Lösung im Plasmodium erfahren, muss zu gelegentlicher Entstehung von Vacuolen führen. Eine Bildung solcher wird aber, entsprechend der bisherigen Auffassung, dadurch möglich sein, dass irgendwo und irgendwie im Protoplasma sich Bedingungen für die Abgrenzung eines, wenn auch zunächst noch so minimalen Flüssigkeitströpfchens herstellen, das dann in dem Maasse sich vergrössert, wie es der osmotisch wirksame Inhalt fordert, welcher weiterhin auch durch geeignete Speicherung von Stoffen einen Zuwachs erfahren kann. Jedenfalls ist eine Entstehung auf solche Weise aus verschiedenen näheren Ursachen denkbar, die z. B. in localisirten Stoffwechselprocessen oder in entsprechenden Schwankungen des Imbibitionsvermögens im Protoplasma wurzeln können. Auch kann man sich wohl vorstellen, dass z. B. mit der Volumzunahme durch Quellung aus der Vergrösserung der peripherischen Schichten eine negative Spannung im Innern entspringt, welche in dem immer nur begrenzt quellungsfähigen lebendigen Protoplasma die Ausscheidung von wässeriger Lösung einleitet oder unterstützt. Es ist wohl möglich, dass bei der Vacuolisirung isolirter Protoplasmamassen dieses Moment eine Rolle spielt.

Es kann sich also nur darum handeln, zu entscheiden, in wie weit in einem gegebenen Falle eine Vacuole durch Neubildung oder durch Theilung ihren Ursprung nimmt. Speciell auf diese Frage gerichtete Untersuchungen stellte ich nicht an, doch gewinnt man den Eindruck, dass in den Plasmodien Neubildung, und somit auch Verschwinden von Vacuolen, neben Theilung hervorragend im Spiele ist (vgl. p. 218). Eine sichere Entscheidung ist in der That auch nicht so leicht, da man beim Auftauchen einer Vacuole nicht wissen kann, ob diese durch Vergrösserung einer kleinen, vielleicht bis an die Grenze der Wahrnehmung reducirten Vacuole oder durch Neubildung entstand.

Beachtet man aber, dass eine bestimmte Grenze zwischen relativ stationären und pulsirenden Vacuolen nicht besteht, dass ferner nachweislich neugebildete Vacuolen eine gewisse Volumschwankung bieten können (p. 219), so muss es als sicher angenommen werden, dass auch pulsirende Vacuolen in der Systole ganz zu schwinden und durch Neubildung wieder zu erscheinen vermögen. Die nicht näher auf diesen Punkt gerichteten Beobachtungen an Plasmodien sprechen in der That dafür und für Amoeba proteus hat HOFER experimentell den Ersatz der pulsirenden Vacuole nachgewiesen (vgl. p. 193).

Damit ist aber natürlich nicht ausgeschlossen, dass sich, wie normale Vacuolen, in anderen Fällen auch pulsirende Vacuolen durch Theilung vermehren[1]). Und ebenso wie die Hautschicht in Euglenen und Infusorien ein in hohem Grade differenzirtes Organ vorstellt, mag es auch Vacuolen geben, die eine grössere Individualisirung und Selbstständigkeit erlangten. Möglich, dass solches für manche pulsirende Vacuolen zutrifft, vielleicht auch hier und da für die sogenannten Nahrungsvacuolen[2]) einiger Infusorien. Solche bestimmte, zur Aufnahme und Verdauung fester Nahrung dienende Vacuolen sind im Plasmodium der Myxomyceten nicht vorhanden. Sofern aber ein Körper im Innern des Plasmodiums Lösung erfährt, wie es für nutzbare Nahrung nöthig ist, wird er aus gleichen Gründen häufig in eine Vacuole eingebettet werden, wie das früher besprochene Vitellin.

---

1) Solches wurde bei Flagellaten beobachtet von KLEBS, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 249, 280. Vgl. übrigens FISCH, Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1885, Bd. 42, p. 58.

2) Vgl. BÜTSCHLI, Protozoa 1889, p. 1404.

III. Die Vacuolen der Protoplasmakörper im Allgemeinen.

Nach der Gesammtheit unserer Erfahrungen kann man nicht daran zweifeln, dass die Protoplasten verschiedener Organismen, bei aller specifischen Differenz, doch in den allgemeinsten Eigenschaften principiell übereinstimmen. Eine derartige Übereinstimmung ist auch bezüglich der Plasmahaut stets angenommen worden und man darf gewiss mit vollem Recht die für Plasmodien gewonnenen Erfahrungen ihrer Hauptsache nach auf die Protoplasmaorganismen anderer Pflanzen übertragen[1]. Demgemäss sind allgemein Hautschicht und Vacuolenhaut als Organe des Protoplasmakörpers anzusehen, die aus dem Cytoplasma unter den an der Grenzfläche des Cytoplasmas bestehenden Bedingungen (wenigstens in Wasser) gebildet und erhalten werden. Thatsächlich ist auch in principieller Hinsicht kein Unterschied zwischen der Plasmahaut der Plasmodien und anderer nackter oder mit Zellwand umkleideter Zellen bekannt. Auch sind alle Erfahrungen mit dem gekennzeichneten heterogenen Ursprung vollständig zu vereinen, ja sprechen zum Theil entschieden dafür, während keines der für Autonomie angeführten Argumente der objectiven Kritik Stand zu halten vermag. So durchschlagende Beobachtungen freilich wie für die Plasmodien stehen mir für andere Zellen nicht zu Gebote, in welchen die für die Untersuchungsmethode bedeutungsvollen Eigenschaften der Plasmodien, nämlich die Aufnahme beliebiger Fremdkörper und die Mächtigkeit des Protoplasmas, bis dahin nicht in brauchbarer Weise zur Verfügung stehen.

Bei solcher Sachlage ist es geboten in Kürze darzulegen, dass für die von de Vries angenommene Autonomie der Hautschicht und Vacuolenhaut kein Beweis erbracht ist und im Vereine damit dasjenige zu kennzeichnen, was für Übereinstimmung mit den Plasmodien spricht.

Zuvörderst sei wiederum allgemein daran erinnert, dass weder aus der realen Existenz, noch aus den damit verknüpften Functionen,

1) Auch de Vries hat so gehandelt. Vgl. z. B. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVI, p. 506.

noch aus der Erhaltung von Continuität ein bestimmter Schluss in unseren Fragen gezogen werden kann[1]). Denn die fertig vorhandene Hautschicht trägt in keiner Weise ein directes Zeugniss für die Art ihrer Entstehung an sich, von der Existenz aber und nicht von dem Modus der Entstehung hängt die functionelle Thätigkeit und Bedeutung ab. Die bei schnellem und ansehnlichem Flächenwachsthum erhaltene Continuität ist aber leichter bei Neubildung aus dem Cytoplasma, als bei autonomer Bildung zu verstehen. Auch spricht die directe mikroskopische Beobachtung nur für einen Zusammenhang von Hautschicht, resp. Vacuolenwand mit dem Cytoplasma. Aber selbst wenn die Plasmahaut sich bis zur vollen Abtrennung individualisirte, würde daraus doch nicht auf Autonomie zu schliessen sein, die auch Niemand für Zellkern, Zellhaut oder Chlorophyllkörper fordert, weil sie als differenzirte Körper uns entgegentreten. Schon in dieser Erwägung ist klar, dass ebenso wenig aus chemischer und physikalischer Qualität wie aus einer Isolirung ein Argument für die Autonomie der Plasmahaut abgeleitet werden kann. Und wenn die plasmolytisch isolirte Vacuolenhaut auch auf der bisher mit dem Cytoplasma verbundenen Seite scharf begrenzt erscheint, so ist das als eine Folge der Neubildung von Plasmahaut an der freigelegten Fläche ebensowohl zu verstehen, wie die zweifellose Neubildung von Hautschicht oder Vacuolenhaut bei Myxomyceten. Ebenso gut wie die Plasmahaut vermögen überhaupt abgetrennte und für sich nicht existenzfähige Theile des Protoplasmakörpers im isolirten Zustand für gewisse Zeit die bekannten plastischen Eigenschaften des Protoplasmas zu bewahren, bis endlich Erstarrung eintritt.

Ist auch das soeben Gesagte eigentlich selbstverständlich, so glaubte ich es doch hier besonders hervorheben zu müssen, weil öfters von DE VRIES, und von den seiner Anschauung Folgenden, Erhaltung der Continuität, Isolirung und überhaupt mit Existenz der Plasmahaut gegebene Verhältnisse mehr oder weniger als Belege für Autonomie der Hautschicht oder der Vacuolenwand verwandt wurden.

Nach Obigem kann aber natürlich auch aus der Erhaltung der Continuität der Plasmahaut durch ein Zusammenschliessen dieser nicht auf Autonomie geschlossen werden. Unrichtigerweise hat aber DE VRIES

---

1) Vgl. PFEFFER, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. II, p. 316 ff.

ein solches Zusammenschliessen bei plasmolytischer Zerfällung des Protoplasmakörpers (vgl. Taf. I, Fig. 6) und bei Zerschneiden z. B. von Vaucheria zu Gunsten seiner Hypothese herbeigezogen[1]. Ein solches Zusammenschliessen kann übrigens, wie schon früher mitgetheilt wurde (p. 194), ebenso auch an Plasmodien herbeigeführt werden und ergiebt sich für andere Zellen entweder als eine mechanische Nothwendigkeit oder, bei dem Durchschneiden, als einfachstes Mittel, um z. B. das Protoplasma wiederum um den Zellsaft als continuirlichen Schlauch zu vereinen[2]. Übrigens ist nicht ausgeschlossen, dass bei der letztgenannten Vereinigung von Schnitträndern eine Neubildung von Hautschicht aus dem Cytoplasma mithelfen kann, und die Beobachtungen von Klebs[3] und Hanstein[4] sprechen eher für als gegen solches Zusammenwirken.

Eine bestimmte Schlussfolgerung ist auch nicht aus den bisherigen Beobachtungen an den aus Vaucheria hervortretenden Plasmaballen zu entnehmen. Denn wenn auch thatsächlich die anscheinend nur aus Körnerplasma bestehenden Portionen sich mit Hautschicht umgeben, so war doch in den bisherigen Versuchen eine gewisse Mitgift von Hautschicht nicht unbedingt ausgeschlossen und schliesslich könnte ja diese auch aus den im Innern vertheilten Tonoplasten abgeleitet werden. Jedenfalls aber sucht de Vries mit Unrecht die vorliegenden Thatsachen zu Gunsten der Autonomie der Hautschicht zu deuten und in diesem Sinne sich auch auf das Zugrundegehen einzelner der abgetrennten Plasmaportionen zu berufen. Denn ein Fortleben und Weiterbilden wird durch die Existenz der Hautschicht nicht allein bedingt und die bezüglichen Versuche ergeben, dass auch solche Plasmaballen zu Grunde gehen können, die unter Abschnürung der Hautschicht gebildet wurden und mit Zellkern versehen sind[5].

---

1) Jahrbücher f. wiss. Botanik 1885, Bd. XVI, p. 494.

2) Das Zusammenneigen der Schnittränder ergiebt sich nach der durch das Öffnen herbeigeführten Aufhebung des osmotischen Drucks im Zellsaft als nothwendige Folge der gebotenen Verhältnisse.

3) Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1888, Bd. II, p. 510. — Bezüglich der Plasmodien vgl. diese Abhandlung, p. 194.

4) Botanische Abhandlungen 1886, Bd. IV, Heft 2, p. 49.

5) Vgl. de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 494; Intracellulare Pangenesis 1889, p. 138; Klebs, l. c., p. 507; Pfeffer, ebenda, p. 323. — Bezüglich der Plasmodien vgl. diese Abhandlung p. 194.

Für die Autonomie der Vacuolenhaut wird von de Vries[1]) als durchschlagendes Argument die von Went[2]) näher verfolgte ganz allgemeine Verbreitung von Vacuolen und deren Vermehrung durch Theilung irrigerweise angesehen. Denn mit beiden Thatsachen ist doch nicht ausgeschlossen, dass neben den bestehenden Vacuolen neue entstehen, wie es ja in den Plasmodien empirisch nachgewiesen wurde, und die Frage ob und wenn solche Neubildung im Protoplasma ausgeschlossen ist, hat Went nicht einmal einer kritischen Erwägung unterzogen[3]). Mit der unzweifelhaften Neubildung kann es sich also nur darum handeln, in wie weit durch diese oder durch Theilung die Zahl der Vacuolen vermehrt wird, deren Anzahl anderseits durch Verschmelzungen mit kleineren oder grösseren Vacuolen (Zellsaft) vermindert wird[4]).

Schwer zu verstehen ist auch, wie Went[5]) den zuweilen ungleichen Inhalt der verschiedenen Vacuolen einer Zelle als einen Beweis für autonome Abstammung der Vacuolen zu stempeln sucht, also wiederum fälschlich aus einer Function auf genetische Entstehung schliesst. Mit solchem Hinweis habe ich hier wohl nicht nöthig, die Gründe näher anzuführen, die ebensowohl in benachbarten Vacuolen, wie in benachbart liegenden Zellen zu ungleicher Anhäufung von Stoffen führen. Übrigens haben wir früher auch Mittel kennen gelernt, um in einem Plasmodium Vacuolen mit ganz verschiedenem Inhalt herzustellen.

Mit dieser kurzen Kritik, die nebensächliche Dinge nicht berührte, ist wohl genügend gezeigt, dass durch die herbeigezogenen Thatsachen die Autonomie der Hautschicht und Vacuolenhaut nicht ein-

1) Pangenesis 1889, p. 126, 156.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik 1888, Bd. 19, p. 295 und 1890, Bd. XXI, p. 299; Botan. Ztg. 1889, p. 197. — Über pulsirende Vacuolen vgl. diese Abhandlung p. 223. — Eine allgemeine Verbreitung von kleinen Vacuolen ist übrigens nie geleugnet worden. So hat sogar Nägeli (Theorie d. Gährung 1879, vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 32) die Trübung von Protoplasten zum Theil auf kleine Vacuolen geschoben (wass indess nur in beschränktem Maasse richtig ist). Eine Theilung von Vacuolen ist seit Verfolg der Zelltheilungen bekannt und in diesen zum Theil eine Nothwendigkeit. Theilungen der Vacuolen durch plasmolytische Contractionen sind seit 1854 durch Pringsheim und Nägeli bekannt.

3) Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen 1889, p. 465.

4) Vgl. diese Abhandlung p. 223.

5) L. c., p. 348.

mal wahrscheinlich gemacht wird[1]). Allerdings können wir aus Obigem auch keinen sichern Beweis für eine Neubildung der Plasmahaut entnehmen und für solche sind zur Zeit durch directe Beobachtung an den von Zellhaut eingeschlossenen Protoplasmakörpern nur Wahrscheinlichkeitsgründe beizubringen.

Fernere Untersuchungen werden zweifellos unsere Frage auch für hautumkleidete Plasmakörper durch directe Beobachtungen definitiv entscheiden können und in technischer Hinsicht dürfte z. B. die Einführung löslicher fester Körper in das Protoplasma solcher Zellen erreichbar sein[2]). Ohne experimentelle Eingriffe vermag aber die directe Beobachtung nur schwierig ganz entscheidende Resultate zu geben, wie auch schon bei Besprechung der Plasmodien angedeutet wurde (p. 215). Denn wenn das Auftreten einer Vacuole den Eindruck einer Neubildung macht, so steht zur Rettung der hypothetischen Autonomie es doch immer offen, den Ausgangspunkt der Vacuole in zuvor unsichtbare Tonoplasten zu verschieben, die heutigen und künftigen optischen Hülfsmitteln unzugänglich sind.

Es gilt dieses ebensowohl für den intacten Protoplasmakörper, als für die bekannte Vacuolisirung, welche ausgetretene Protoplasmaballen beim Wegwaschen der umgebenden Lösung (Zucker oder andere Stoffe) erfahren[3]). Häufig handelt es sich hierbei um Ausdehnung vorhandener Vacuolen[4]), von denen man in anderen Fällen durchaus nichts zu entdecken vermochte, bis dann mit dem Quellen eine oder einige Vacuolen auftreten, die für das Auge als Neubildungen erscheinen[5]).

Übrigens ist solche sehr ansehnliche Vergrösserung oder auch

---

1) Demgemäss ist auch ohne Bedeutung der an sich ungerechtfertigte Versuch van Tieghem's, die Vacuolen den Chromatophoren anzuschliessen und sie mit diesen als Leuciten zusammenzufassen (Referat in Botan. Centralblatt 1890, Bd. 41, p. 262).

2) Vgl. die vorige Abhandlung p. 168. — Nach Klercker (Studien über Gerbstoffvacuolen 1888, p. 49) scheinen ausgeschiedene Gerbstoffkörnchen um sich eine Vacuole zu bilden. Jedenfalls macht die Entstehung solcher Gerbstoffvacuolen den Eindruck von Neubildung, wenn auch die Frage, ob der Gerbstoff zunächst in fester Form ausgeschieden wurde, bei Seite gelassen wird.

3) Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 35.

4) Auf stete Vergrösserung wird die Erscheinung allein zurückgeführt von Went, l. c., p. 334.

5) Über Ursachen der Vacuolenbildung vgl. diese Abhandlung p. 220.

Verkleinerung der Oberfläche von Hautschicht und Vacuolenhaut — die ja auch an ganzen Protoplasten durch plasmolytische Wirkung resp. deren Aufhebung zu erreichen ist — mit der Autonomie der Plasmahaut nur sehr gezwungen zu vereinen. Denn wenn die Plasmahaut in kurzer Zeit um mehr als das 40fache in die Fläche wächst, ohne dass der hyaline Saum der Hautschicht anscheinend an Dicke abnimmt[1]), so muss man schon zur Rettung der Autonomie der Plasmahaut ein ungemein schnelles Wachsthum dieser annehmen, ein Wachsthum, das schliesslich zur fast völligen Umwandlung des Cytoplasmas in Plasmahaut führt. Denn bei kleineren Plasmaballen kommt es wohl vor, dass endlich eine Vacuole mit dünner hautartiger Umhüllung vorliegt, welche unter Umständen an einer Stelle etwas mächtiger ist und an dieser noch feine Körnchen als Reste des Cytoplasmas, und wenn sie vorhanden waren, auch Chlorophyllkörner einschliesst. Bei solcher Verdünnung kommt übrigens schliesslich auch eine Vereinigung der zuvor durch Cytoplasma getrennten Hautschicht und Vacuolenhaut zu stande[2]).

Sind die soeben mitgetheilten Thatsachen geeignet, die Neubildung der Plasmahaut aus Cytoplasma sehr wahrscheinlich zu machen, so sind wiederum die Beobachtungen an den Wurzelhaaren von Trianea bogotensis mit solcher Neubildung gut vereinbar. Lässt man diese Wurzelhaare 1 bis 2 Stunden in Methylenblaulösung (0,001 %) verweilen[3]), und unterzieht sie dann sogleich der Beobachtung, so

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 131. Hinsichtlich der diosmotischen Eigenschaften auch ebenda p. 127. In den Osmot. Untersuchungen sind auch Beweise dafür erbracht, dass es sich bei solcher Ausdehnung um eine plastische Gestaltung, nicht um eine elastische Dehnung handelt, auf die de Vries (Jahrb. f. wiss. Bot. XVI, p. 529, 538) die Veränderungen in der Grösse der Oberfläche späterhin schob. Vgl. dazu Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen, Bd. II, p. 320. Auch diese Abhandlung, Kap. V.

2) Zu weiteren Schlüssen führen auch nicht die oft weitgehenden Zerfällungen des Protoplasmas, welche durch extreme Temperaturen, durch Ammoniak, electrische Entladungen u. s. w. erreichbar sind. (Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 385, 391.) — Auch die durch Methylviolett und Fuchsin erzielbaren Vacuolen mögen hier nur als Thatsache erwähnt werden. (Vgl. Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen Bd. II, p. 255, 264.)

3) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 186 und Taf. II, Fig. 5.

trifft man gelegentlich, ausser dem Zellsaft, auch die kleinen Vacuolen im Protoplasma alle gefärbt. Bei Aufenthalt in Wasser können aber dann schon nach einer Viertelstunde einzelne farblose kleine Vacuolen aufgetaucht sein, die also zuvor in diesen Grössen sicher nicht anwesend waren (denn der Farbstoff exosmirt nicht), von denen man aber nicht sicher wissen kann, ob sie nicht durch Vergrösserung von Vacuolenanfängen hervorgingen.

Da somit alle Thatsachen mit einer Entstehung der Plasmahaut aus dem Cytoplasma gut vereinbar sind, und verschiedene Beobachtungen sogar für solche Neubildung sprechen, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Erscheinungen über das Wesen der Entstehung der Plasmahaut bei Plasmodien auf alle Pflanzen auszudehnen sind. Diese Erfahrungen haben aber allgemein die Autonomie der Plasmahaut widerlegt und es bedarf deshalb in dieser Hinsicht keines speciellen Eingehens auf die Hautschicht im Gegensatz zur Vacuolenwand. Es mag also die Bemerkung genügen, dass beide, wenigstens in jüngster Zeit, von de Vries[1]) als zwei von einander unabhängige, sich autonom fortpflanzende Organe angesprochen wurden, während in früheren Untersuchungen diese supponirte beiderseitige Unabhängigkeit nicht bestimmt hervorgehoben ist.

Hautschicht und Vacuolenhaut sind übrigens in den Plasmodien nicht etwa in einem geringeren Grade differenzirt und individualisirt, als bei höheren Pflanzen. In letzteren pflegt sogar wenigstens der sichtbare Hyaloplasmasaum in geringerem Grade hervorzutreten und bei den Plasmodien sind Hyaloplasma und Hautschicht befähigt, Gestaltungen auszuführen, welche den nicht amöboiden Zellen abgehen, auch wenn der Protoplast nicht mehr der Zellhaut angepresst ist. Hinsichtlich der Vacuolen müssen wir es dahin gestellt lassen, ob etwa die pulsirenden Vacuolen als eine etwas höher individualisirte Qualität anzusprechen sind. Übrigens stimmen die relativ stationären Vacuolen der Plasmodien, resp. deren Plasmahaut mit Vacuolen gleicher Grösse in höheren Pflanzen überein und in diesen giebt es bekanntlich Zellen, welche nur kleine Vacuolen führen. Auch muss allgemein in Primordialzellen die osmotische Leistung der Vacuolenflüssigkeit sich in Werthen halten, welchen die Cohäsion der Proto-

1) Pangenesis 1889, p. 129, 156.

plasten genügenden Widerstand zu leisten vermag. Mit Einführung löslicher Substanzen steigt aber ebenfalls in den Plasmodien die osmotische Kraft in den sich demgemäss vergrössernden Vacuolen, und wenn man sich vorstellt, dass ein auf diese Weise ausgedehntes Plasmodium gegen eine umschliessende Zellwand angepresst wird, so würde damit das Bild einer turgescenten Zelle mit schaumigem Protoplasma erreicht (vgl. p. 200 und Taf. II, Fig. 1).

Mit besagter Übereinstimmung gilt also für die Plasmahaut aller Pflanzen in genetischer Hinsicht das, was schon mit Rücksicht auf die Myxomyceten erörtert wurde (p. 216). Für die Plasmahaut (Hautschicht und Vacuolenhaut) sind demgemäss nur an der freien Oberfläche die Bedingungen für Entstehung und Erhaltung gegeben, mit der Rückführung ins Innere aber hört die Existenz dieses Organs auf und die Baumaterialien vertheilen sich im Cytoplasma, können aber mit der Rückkehr an die Grenze von neuem zur Plasmahaut zusammentreten. Es verhält sich damit wie etwa mit Menschen, die mit der Beorderung an die Grenze besondere Dienste zu leisten haben, mit der Rückkehr aber die alten Beschäftigungen wiederum aufnehmen.

Natürlich muss nicht jedes beliebige Theilchen des Cytoplasmas zum Aufbau dieses Grenzwalls geeignet sein, vielmehr scheinen allgemein, wie bei den Myxomyceten, die Mikrosomen nicht in die Plasmahaut einzutreten, der auch Zellkern und Chlorophyllkörper nicht beitreten.

Wenn somit das nach Abzug der körnigen Einschlüsse bleibende Hyaloplasma das Baumaterial für die Plasmahaut liefern muss, so ist doch mit solcher Abstraction immer nur eine gewisse Einengung erreicht. Denn das Hyaloplasma ist ebenfalls wieder ein in unbekannter und wohl in sehr complexer Weise aufgebautes Ganzes und es muss uns eher wahrscheinlich dünken, dass nicht die ganze hyaline Plasmamasse zum Eintritt in den Grenzwall befähigt oder bestimmt ist. Auch ist uns völlig unbekannt, in welcher Weise und in welchem Sinne die aus der Plasmahaut ins Innere zurückkehrenden Theile sich vertheilen und functioniren. Jedenfalls werden sie irgendwie im Dienste des Ganzen sich bethätigen und es ist auch denkbar, dass sie wiederum in den Aufbau anderer nach Zeit und Verhältnissen veränderlichen und vergänglichen Organcomplexe ein-

treten. So gut wie die Hautschicht, sind auch andere in ähnlicher Weise vergängliche und doch nöthigenfalls stetig vorhandene Organe möglich und die Existenz solcher steht in vollem Einklang mit der Auffassung des Protoplasten als eines Organismus, dessen Fähigkeiten und Leistungen aus dem Zusammenwirken seiner bleibenden oder veränderlichen und nicht unbedingt deutlich differenzirten Theile resultirt, Complexen, deren Grösse recht wohl unter die Grenze optischer Wahrnehmung sinken kann[1]).

Mag also immerhin nur ein Theil des Cytoplasmas zur Formirung von Plasmahaut befähigt sein, so bleibt diese deshalb doch eine Neubildung und ist dieserhalb in keiner Weise in genetischer Hinsicht mit Zellkern und Chromatophoren zu vergleichen. Wie diese wird natürlich jeder Organismus, und so auch das Cytoplasma, durch Descendenz erhalten, und nicht in dieser allgemeinen Continuität, sondern in der dauernden selbständigen Differenzirung besteht das Wesen der Autonomie, die übrigens für Zellkern und Chromatophoren, trotz aller Theilungsthätigkeit, ihre sichere Begründung erst mit dem insbesondere für den Zellkern gelieferten Nachweis erhielt, dass das isolirte Cytoplasma diese gleichsam symbiotisch in ihm lebenden Organe nicht aus sich zu bilden vermag.

In den beschriebenen Neubildungen der Plasmahaut aus dem Cytoplasma ist durchaus kein Zusammentreten differenzirter Theile zu erkennen und so fehlt von vornherein eine empirische Berechtigung für die Hypothese von de Vries, welche übrigens im Anschluss an die ermittelte Autonomie von Zellkern und Chromatophoren aufgestellt wurde. Die directe Beobachtung lehrt aber, dass um Asparaginkrystalle die Vacuolenhaut plötzlich und als Folge der eingeleiteten Lösung an jeder Stelle im Cytoplasma entstehen kann und dass bestimmt dabei eine Aufnahme in eine Vacuole nicht eintritt. Eine solche Aufnahme wäre überhaupt nur in Vacuolen von genügender Grösse möglich und die hypothetischen unsichtbaren Vacuolenanlagen (Tonoplaste) müssten zunächst zu wahrnehmbaren Grössen heranwachsen, bevor sie den ansehnlichen Fremdkörper aufnehmen könnten.

Hat de Vries für die hypothetischen Tonoplasten nur eine Erweiterung zu einer Vacuole angenommen, so lassen unsere Erfah-

---

1) Vgl. Pfeffer, Oxydationsvorgänge 1889, p. 86.

rungen doch auch ersehen, dass nicht etwa durch Aneinanderreihung jener die Plasmahaut hervorgeht. Denn nachgewiesenermassen ist um einen Asparaginkrystall vor Einleitung der Lösung keine Vacuolenhaut vorhanden (p. 215), während sie aber entsteht, werden die unmittelbar benachbarten kleinsten und grösseren Vacuolen nicht in Mitleidenschaft gezogen. Wirken also die kleinsten noch sichtbaren Vacuolen bei der Formirung der Plasmahaut nicht mit, so kann man solche Betheiligung auch nicht für noch kleinere Tonoplasten annehmen, die überhaupt nur einer ungerechtfertigten Hypothese zu Gefallen gefordert werden können. Da ferner, wie früher (p. 229) besprochen, bei Vacuolisirung kleiner Plasmaportionen das Cytoplasma bis auf kleine Reste schnell zur Plasmahaut werden kann, so müsste man consequenterweise auch das Cytoplasma wesentlich aus Tonoplasten aufgebaut sein lassen, würde also damit auf Identität von Hyaloplasma und Tonoplasten geführt.

Bei der gekennzeichneten genetischen Beziehung zwischen Plasmahaut und Cytoplasma ist natürlich ein gegenseitiger Austausch der aufbauenden Theile zwischen beiden möglich, während die Plasmahaut dauernd in Continuität erhalten bleibt. Eine solche Continuität ergiebt sich, wie schon hervorgehoben wurde (p. 194, 226), als nothwendige Folge der Entstehung der Plasmahaut an der Grenzfläche, und aus dieser ununterbrochenen Erhaltung in allem Wechsel der Gestaltung kann selbstverständlich nicht die Autonomie im Sinne von de Vries gefordert werden, mag es sich nun um ein Zusammenschliessen an Wunden, um Abschnürungen oder um Zelltheilung[1]) handeln. Eine vollständige Neubildung der gesammten Hautschicht, die ein gänzliches Entfernen der bisherigen voraussetzt, kommt so in normalen Verhältnissen vielleicht nie vor, es sei denn, dass die Hautschicht einmal abgestreift oder verlassen wird[2]). Ebenso muss bei einer Vereinigung von Protoplasten die Hautschicht immer geschlossen bleiben, auch wenn gleichzeitig dabei aufbauende Theile in das Cytoplasma zurücktreten (vgl. p. 196 für Myxomyceten).

Dagegen ist eine vollständige Neubildung von Vacuolenhaut im

1) Vgl. dazu de Vries, Pangenesis 1889, p. 131.

2) Vgl. dazu, mit Bezug auf die Vacuolenhaut, Schmitz, Structur d. Protoplasmas u. d. Zellkerne 1880, p. 9. (Separat a. d. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft.)

Innern des Cytoplasten normalerweise nicht nur recht wohl möglich, sondern thatsächlich auch für Myxomyceten erwiesen und die Beobachtungen an anderen Protoplasten sprechen nur dafür, dass in gleicher Weise Vacuolen neu auftauchen. In welchem Verhältniss Neubildung und Theilung zur Vermehrung der Vacuolen beitragen, das habe ich in keinem Falle zu ermitteln gesucht, doch wird das Verhältniss sicher specifisch ungleich ausfallen. Sollten aber in einem Protoplasten normalerweise alle Vacuolen durch Theilung ihren Ursprung nehmen, so ist doch damit keineswegs die Autonomie der Vacuolenhaut irgendwie erwiesen. Dass aber bei Reduction des Protoplasmas auf dünnen Wandbelag mit der Theilung der Zelle auch eine solche der grossen Vacuole (des Zellsaftes) stattfindet, ist jedenfalls nur zweckentsprechend, ja fast eine mechanische Nothwendigkeit, doch ist damit das Neuauftauchen kleiner Vacuolen keineswegs ausgeschlossen. Ganz entsprechend solcher Neubildungsfähigkeit vermag nach Hofer Amoeba Proteus in einem abgetrennten Stück wohl die fehlende pulsirende Vacuole, nicht aber den fehlenden autonomen Zellkern herzustellen (p. 223).

Die Fähigkeit der Plasmahaut, allen Ausgestaltungen des Protoplasten, gleichsam wie eine zähflüssige Masse, zu folgen, steht im Zusammenhang mit der leichten gegenseitigen Verschiebbarkeit der jeweils aufbauenden Theile und der Fähigkeit des Cytoplasmas, da, wo es Flächenvergrösserung erfordert, neues Baumaterial einzuschieben, aber auch solches bei Abnahme der Oberfläche wieder in sich aufzunehmen. Ein solcher Wechsel wird damit angezeigt, dass bei weitgehendster Vergrösserung oder Verkleinerung der Oberfläche die Plasmahaut anscheinend gleiche Dicke bewahrt. Möglich ist es also auch, dass bei Stabilität der Gestalt dennoch die aufbauenden Theile im Austausch mit dem Cytoplasma wechseln. Eine bestimmte Einsicht in diese Verhältnisse fehlt zur Zeit allerdings, doch ist gut denkbar, dass solcher Wechsel in dem einen Falle vielleicht ausgedehnt und möglicherweise im Dienste bestimmter Functionen sich abspielt, während in einem andern Falle der Aufbau der Plasmahaut mehr oder weniger stationär verharrt.

Als Resultante aus diesen antagonistischen Wirkungen, der Formirung der Plasmahaut an der Grenzfläche und ihrer Rückführung in das Innere, können beide nicht wohl scharf von einander abge-

grenzt sein. Eine bestimmte Abgrenzung ist auch, wie seit Mohl und Pringsheim bekannt, zwischen sichtbarem Hyoloplasmasaum und Körnerplasma nicht zu finden und beide vermögen sich, besonders schön bei Plasmodien, unter den Augen des Beobachters ineinander zu verwandeln (Kap. II). Übrigens kann man nicht fordern, dass ein ansehnlicher Hyaloplasmasaum seiner ganzen Masse nach als Plasmahaut anzusprechen ist, die, um im Dienste des Organismus und speciell in diosmotischen Vorgängen entscheidend wirksam zu sein, schliesslich auf eine Molekularschicht reducirt sein könnte. Schon dieserhalb muss, bei realer Existenz, die Plasmahaut nicht nothwendigerweise optisch wahrnehmbar sein und eine wahrnehmbare Differenzirung eines Grenzwalls ist nicht jedesmal zu erwarten, wenn der ganze Protoplast nur hyaloplasmatisch aufgebaut ist[1]).

In jedem Falle ist und bleibt die in allem Wechsel sich erhaltende Plasmahaut, wie ich das schon in früheren Arbeiten[2]) hervorhob, ein selbst lebendiges Organ des lebenden Protoplasten, welches im Dienste und in Wechselwirkung mit dem Ganzen zu functioniren hat. In solchem Sinne kann auch die Plasmahaut, neben den allgemein aus der Grenzlage entspringenden Thätigkeiten, in specifisch und zeitlich verschiedener Weise in Anspruch genommen werden und nöthigenfalls weitergehende Änderungen der Qualität erfahren. So ist der äussere Grenzwall des Protoplasten in der Membran, der sog. Cuticula von Euglenen und Infusorien[3]), zu einer festeren und schärfer begrenzten, aber immerhin noch mit dem Protoplasma zusammenhängenden Haut geworden, welche auch besondere sichtbare Structuren auszubilden vermag und wenigstens normalerweise sich nicht mehr in Cytoplasma zurückzuverwandeln scheint. Auch schon in den Plasmodien pflegt die Hautschicht, einschliesslich des an-

---

1) Zu gleichen Schlüssen kam ich schon früher, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 223 ff. Vgl. auch meine Physiologie Bd. I, p. 32 und Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 318.

2) Vgl. Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 321 und die dort citirte Literatur.

3) Vgl. Klebs, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 240; Bot. Zeitung 1889, p. 737. — Möglicherweise entsteht auch die Cellulosemembran durch Umwandlung der Hautschicht.

grenzenden Cytoplasma, eine ansehnlichere Cohäsion als in den Zellen höherer Pflanzen zu besitzen und bei letzteren ist normalerweise die Hautschicht relativ ruhend, während die Vacuolenhaut in der Protoplasmaströmung mit bewegt wird (vgl. Kap. V).

Allgemein ist wahrscheinlich, dass mit den specifischen Eigenheiten der Protoplasten verschiedener Pflanzen auch irgend welche qualitative Unterschiede der Plasmahaut im Zusammenhange stehen. Da aber ferner die Entstehung der Plasmahaut von dem Aussenmedium abhängt, so wird auch die Qualität des letzteren Einfluss auf die Eigenschaften der Plasmahaut haben[1]), welche ausserdem unter dem Einfluss des gesammten Organismus Variationen erfahren dürfte. Doch darf man nicht vergessen, dass aus ungleichen Leistungen noch keineswegs mit Nothwendigkeit eine Qualitätsdifferenz der Plasmahaut folgt, da die uns entgegentretenden Erfolge von verschiedenen Factoren abhängen und die potentiellen Fähigkeiten keineswegs jederzeit in Anspruch genommen werden. Dieses ist auch beim Vergleich von Hautschicht und Vacuolenhaut zu beachten, die an demselben Protoplasten schon durch ihre Lage nicht in allen Dingen in derselben Weise functioniren können. Ist doch z. B. nur die Hautschicht dem directen Anprall der von aussen zutretenden Körper ausgesetzt und normalerweise fällt allein der Hautschicht die Production einer umkleidenden Zellhaut zu, sofern eine solche gebildet wird. Indess scheint der Vacuolenhaut die Fähigkeit der Production von Cellulose nicht abzugehen. Wenigstens scheinen nach Pringsheim[2]) die Cellulinkörner an der Vacuolenhaut ihren Ursprung zu nehmen und entweder durch diese, oder direct innerhalb des Protoplasmas, dürften die Cellulosehüllen entstehen, welche sich nicht allzuselten um Krystalle von Calciumoxalat finden[3]).

Es ist indess hier nicht der Platz, die angedeuteten Fragen weiter auszumalen, welche mit Bezug auf diosmotische Verhältnisse späterhin nochmals gestreift werden (Kap. VI). Ebenso ist es nicht Absicht, auf die Arbeitstheilung im Protoplasten einzugehen, in welchem

---

1) Vgl. p. 215, wo der Nachweis geführt wurde, dass um Asparagin zunächst keine Plasmahaut von gleicher diosmotischer Qualität wie um Vacuolen besteht.

2) Bericht d. botan. Gesellschaft 1883, p. 294.

3) Vgl. vorige Abhandlung p. 178.

auch die Plasmahaut als ein mit bestimmten Functionen betrauter Grenzwall betheiligt ist. So wie aber die Plasmahaut wieder zu innerem Cytoplasma werden kann, so dürfte auch die functionelle Arbeitstheilung der zum Aufbau beider befähigten Theile keine strenge sein und in der Plasmahaut mögen wohl z. B. neben der aufnehmenden Thätigkeit Athmung und Stoffumsatz fortdauern. Überhaupt ist das Wesen der Arbeitstheilung im Protoplasma nicht in der Bewahrung fixer Lage zu suchen, die selbst distincte und selbständige Organe wie Zellkern und Chlorophylkörner nicht einhalten, sondern in den trotz aller räumlichen Verschiebung fortbestehenden Wechselwirkungen zwischen bleibenden und veränderlichen Organen und Bausteinen[1]).

Die Plasmahaut konnte in ihrer Beziehung zum Protoplasten und als ein Organ dieses behandelt werden, da der Nachweis für das allgemeine Vorhandensein dieses differenten und doch nicht scharf abgegrenzten Grenzwalls an anderer Stelle erbracht wurde[2]). Immerhin dürfte hier ein kurzer Hinweis auf die wesentlichsten diesbezüglichen Argumente geboten sein, da die mitgetheilten Erfahrungen

1) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1877, p. 86. Bei aller Anerkennung der functionellen Differenz distincter und zum Theil auch in Beweglichkeit verschiedener Schichten des Protoplasmas, halte ich es doch für ungerechtfertigt in Pflanzenzellen etwa eine strenge schichtenweise Sonderung in Athmungsplasma, Ernährungsplasma anzunehmen, wie BRASS will (vgl. Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen, Bd. II, p. 316) oder mit DE VRIES (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, p. 495) die Hauptaufgabe des Körnerplasmas allein im Transport von Nährstoffen zu suchen. Auch kann ich mit NOLL (Naturwiss. Rundschau 1888, p. 41, 57, vgl. auch Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. III, p. 532) nicht allein oder wesentlich nur der ruhenden Hautschicht active Gestaltungskraft beimessen. Sehr bemerkenswerth ist die Hervorhebung der relativen Ruhe der Hautschicht mit Bezug auf Wachsthumsvorgänge, wenn auch nicht zu verkennen ist, dass solche selbst durch dauernd bewegtes Plasma in localisirter Weise wohl ausführbar erscheinen. Auch treffen natürlich die von aussen kommenden Körper zunächst die Hautschicht, die wohl auch vielfach das Reize percipirende Organ sein mag, ohne dass dieses allgemein der Fall sein muss. (Vgl. dazu auch Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 650.)

2) PFEFFER, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 121 ff. Vgl. ferner meine Physiologie Bd. I, p. 81, 43 und namentlich auch Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 315.

wenigstens in einer Hinsicht einen weiteren Aufschluss gewähren. An den bezeichneten Stellen, übrigens auch in dieser Abhandlung, ist schon dargethan, dass die Plasmahaut sich der directen Wahrnehmung vollständig entziehen kann, während doch allgemein die Separation mit dem Absterben des übrigen Protoplasmas die Existenz eines verschiedenen Grenzwalls nachweist, den ausserdem auch die diosmotischen Verhältnisse fordern.

Es ist klar, dass schon die Grenzschichten des Protoplasten, also Hautschicht und Vacuolenhaut, darüber entscheiden, ob ein gelöster Körper seinen Weg ins Innere findet und ebenso kommen in alleiniger Berührung mit diesem Grenzwall die osmotischen Leistungen der nicht eindringenden Stoffe zu Wege. Sofern aber ein gelöster Körper die Plasmahaut durchdringt, verbreitet er sich auch in dem Cytoplasma, das schon durch seine Bewegung, insbesondere bei lebhafter Plasmaströmung, für schnelle Verbreitung des eingetretenen Stofftheilchens sorgt. Thatsächlich scheinen auch alle Körper, deren Eindringen in die Plasmahaut constatirt wurde, ihren Weg bis in die Vacuolenflüssigkeit zu finden, soweit nicht besondere Umstände, wie z. B. Speicherung im Plasma, ein Hemmniss bilden (vgl. Kap. VI). Dieser Erfolg könnte freilich auch bei gleicher diosmotischer Qualität von Plasmahaut und Cytoplasma zu stande kommen. Doch ist für die Plasmahäute eine schwierigere Permeabilität deshalb zu fordern, weil die Imbibitionsflüssigkeit des Protoplasmas offenbar auch Stoffe gelöst enthält, welche nicht exosmiren. Am augenscheinlichsten würde ein solches Verhalten demonstrirt werden, wenn es gelänge, in das Protoplasma farbige lösliche Körper zu bringen, welche durch die Hautschicht nicht zu diosmiren vermögen; jedoch ein solcher Versuch, der mit Plasmodien vielleicht ausführbar ist, steht mir nicht zu Gebote.

Indess folgt aus anderen Erfahrungen immerhin, dass in dem Cytoplasma gewisse Stoffe schnell diffundiren, welche nur relativ langsam die Vacuolenhaut passiren. Es ist nämlich in dieser Abhandlung (p. 221) gezeigt worden, dass sich unter Umständen Kryställchen von Asparagin (ebenso von Gyps oder Vitellin) auflösen, ohne dass es zur Bildung einer Vacuole kommt. Da aber eine solche Lösung innerhalb einer Vacuolenhaut eine Vergrösserung der Vacuole auf osmotischem Wege hervorruft, so ist aus diesen Erfahrungen

nicht nur, wie früher dargethan, der Mangel einer Vacuolenhaut für solche Fälle abzuleiten, sondern auch weiter zu entnehmen, dass sich das gelöste Asparagin schnell in dem Cytoplasma verbreitet. Denn träfe dieses nicht zu, käme vielmehr dem Cytoplasma eine mit der Plasmahaut übereinstimmende geringere Permeabilität zu, so müsste auch ohne eine Plasmahaut durch solche Lösung eine Ansammlung osmotisch wirksamer Substanz und damit eine Vacuole zu stande kommen. Ja eine nur stark gehemmte Diffusion im Cytoplasma würde aus den früher angeführten Gründen voraussichtlich zur Abgrenzung einer Vacuolenhaut resp. zur Entstehung einer Vacuole führen.

Fordert die bekannte relative Impermeabilität der Plasmahaut, die auch für viele krystalloide Körper zutrifft, eine sehr geringe Grösse der intermicellaren Räume, so dürfte dagegen das Cytoplasma sich etwa wie erstarrte Gelatine verhalten, in der die Diffusionsbewegung ungefähr wie in Wasser fortschreitet[1]). Dabei sind die obigen Erwägungen unabhängig von chemischer Qualität und näherem Aufbau der Plasmahaut[2]) und des Cytoplasmas. Wenn übrigens dieses z. B. ein Gerüstwerk mit wässeriger Zwischenflüssigkeit vorstellen sollte, so wäre schon dieserhalb zur Erreichung der diosmotischen Eigenschaften ein Abschluss des Protoplasmas mit einer continuirlichen Plasmahaut nothwendig.

Dass die Plasmahaut schon für sich die erwähnten diosmotischen Eigenschaften besitzt, findet Bestätigung in Versuchen, welche auf eine Isolirung der Plasmahaut hinauslaufen. Zudem folgt aus der ungleichen Resistenz, dass das Cytoplasma eine Grenzschicht verschiedener Qualität besitzt.

Eine derartige Separation gelingt, indem bei längerer Plasmolyse oder schneller unter dem Einflusse verdünnter Säure das umschlossene Plasma abstirbt und nun der Verbreitung gelöster Stoffe kein Hinderniss bereitet, während innere und äussere Plasmahaut ihre Continuität und wenigstens zunächst ähnliche diosmotische Eigenschaften wie

---

1) Vgl. dazu Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 138; Voigtländer, Diffusion in Agargallerte in Zeitschrift f. physikal. Chemie 1889, Bd. 3, p. 335.

2) Diese ist aus den besprochenen Gründen auch dann dauernd erhalten, wenn sie, wie die Vacuolenhaut, die Protoplasmaströmungen mitmacht.

zuvor bewahren[1]). Diese Erfahrungen, ferner die bei weitgehender Vacuolisirung von Plasmaballen gleichsam isolirt erhaltene Plasmahaut (vgl. p. 229) lieferten mir, im Vereine mit den diosmotischen und anderweitigen Eigenschaften des intacten Protoplasten, die Mittel, um allgemein die Existenz der Plasmahaut zu erweisen, d. h. eines differenten, stets continuirlichen Grenzwalls, durch dessen Eigenschaften die diosmotischen Verhältnisse der Zelle bestimmt und regulirt werden.

In jüngerer Zeit erzielte de Vries[2]) eine Isolirung der Vacuolenhaut, indem er durch plötzliche und energische plasmolytische Wirkung die Hautschicht und das übrige Cytoplasma zum Absterben brachte. Die so isolirte Vacuolenhaut ist übrigens dem Wesen nach gleichwerthig mit der schon erwähnten Plasmahaut, welche schliesslich bei weitgehender Vacuolisirung als einzige Hülle eine Vacuole umschliesst[3]). Beide bewahren zunächst in vollem Maasse die plastische, zähflüssige Beschaffenheit und vermöge dieser können sie auch ihre Oberfläche vergrössern oder verkleinern, ja selbst bei entsprechender Einwirkung Verschmelzungen oder Theilungen ausführen. Aus diesem, ja nicht einmal eine active lebendige Thätigkeit

---

1) Späterhin operirte ich auch unter gleichzeitiger Anwendung des stets diosmirenden Methylenblau, welches Absterben des Cytoplasmas durch Färbung dieses anzeigt. (Vgl. Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 317.)

2) Jahrb. f. wiss. Botanik 1885, Bd. 16, p. 465. Die so isolirte Plasmamasse ist natürlich nun auch auf der zuvor noch freien Seite scharf begrenzt (vgl. p. 225). Auch dürfte dieses isolirte Product öfters noch andere Plasmatheile in sich aufnehmen, da der hyaloplasmatische Saum um den lebenden Protoplasten gelegentlich entschieden weniger mächtig ist, wie die plasmolytisch isolirte Vacuolenhaut. (Vgl. auch Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 152.) Auch habe ich wohl bei längerer plasmolytischer Wirkung, ebenso bei längerer Einwirkung von Methylviolett eine Zunahme des Hyaloplasmas beobachtet (vgl. Unters. a. d. Tübinger Institut Bd. II, p. 318 Anmerkung). — Aus solchen plasmolytischen Versuchen ist übrigens nicht auf eine relativ geringere Resistenz der Hautschicht zu schliessen, da diese im Experimente durch ihre Lage unvermittelteren Angriffen ausgesetzt ist, als die Vacuolenhaut.

3) Diese Schlussfolgerung würde selbst bei Annahme von Autonomie der Vacuolenhaut bestehen, da ja nach dieser Hypothese diese Vacuolen aus Tonoplasten hervorgehen. — Aus diesen Versuchen allein kann übrigens gar nicht erwiesen werden, dass das innere Cytoplasma sich in diosmotischer Hinsicht von der Plasmahaut unterscheidet.

fordernden Verhalten kann natürlich schon deshalb nicht auf Autonomie geschlossen werden (wie es anscheinend de Vries thut oder that), weil überhaupt die nicht existenzfähigen Plasmamassen gleiches Verhalten bieten, und auch diese endlich ihre plastische Beweglichkeit mit dem Erstarren einbüssen, das man immerhin Absterben nennen kann. Es handelt sich hierbei eben um Vernichtung von Eigenschaften, welche nur im lebendigen Organismus gewonnen und erhalten werden, die aber mit der Zeit erlöschen, wie überhaupt alle die Functionen, welche an isolirten und nicht dauernd existenzfähigen Organen zunächst noch fortdauern[1]). In diesen Erwägungen ist klar, dass ein auf Separation hinzielender Versuch auch dann einen vollgültigen Beweis für die Existenz der Plasmahaut zu liefern vermag, wenn dabei diese in mehr oder weniger erstarrtem Zustand erhalten wird. Dieses ist zumeist bei der vorhin erwähnten Abtrennung der Plasmahaut durch sehr verdünnte Säure der Fall, doch gelingt es in günstigen Fällen, nach dem Absterben des übrigen Cytoplasmas, die beiden ineinander geschachtelten Plasmahäute in einem noch plastischen Zustand zu erhalten, welcher ihnen ein ansehnliches Flächenwachsthum gestattet.

Für meine früheren Zwecke genügte vollständig der allgemeine Nachweis, dass die in der zuletzt angedeuteten Weise separirte Hautschicht und Vacuolenhaut, sowie ebenso die Plasmahaut um isolirte Vacuolen der Hauptsache nach ähnliche diosmotische Eigenschaften wie der lebende Protoplast besitzen. Diese Übereinstimmung wurde mit Bezug auf die isolirte Vacuolenhaut in mehr ins Einzelne gehender Weise von de Vries verfolgt[2]). Bedenkt man übrigens, dass die Plasmahaut im Verbande und im Dienste des lebendigen Organismus Leistungen zu vollbringen hat, zu der sie für sich und in ihrem statischen Zustand nicht befähigt ist, so ist wohl sicher anzunehmen, dass auch in diosmotischer Hinsicht der lebensthätige Protoplast mancherlei zu Wege bringt, wozu die isolirte Plasmahaut nicht befähigt ist.

1) Vgl. dazu Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 323.

2) Dass ohne Zerreissungen die erstarrte Plasmahaut durch molekulare Änderungen durchlässiger wird, wurde im Allgemeinen von mir erkannt (Osmotische Unters. 1877, p. 141). Näher wurde dieses Verhalten, das an dieser Stelle nicht weiter zu berücksichtigen ist, von de Vries studirt. (Jahrb. f. wiss. Botanik 1885, Bd. 16, p. 508, 529.)

In historischer Hinsicht muss man unterscheiden: 1) die alleinige Bezugnahme auf eine optisch wahrnehmbare Grenzschicht, 2) den Nachweis allgemeiner Existenz und die Erkennung der Plasmahaut als ein Organ des lebenden Protoplasten, 3) das genetische Verhältniss zum Protoplasma.

Die rein histologische Behandlung konnte in unsern Fragen zu keinem Ziele führen, da die Plasmahaut, wie schon bemerkt wurde, nicht jedesmal optisch wahrnehmbar sein muss und eine Erkennung ihrer physiologischen Bedeutung auf diesem Wege unmöglich ist. Es mag deshalb der Hinweis genügen, dass schon Mohl (1844), Nägeli, Pringsheim (1854) die gelegentliche Wahrnehmbarkeit einer Hautschicht (Hyaloplasmasaumes) und deren unbestimmte Abgrenzung gegen das Körnerplasma erkannten. Nägeli (1855) (theilweise schon früher Hartig) kam zugleich, freilich mehr theoretisch zu der Ansicht, dass sich an der Oberfläche des Protoplasmakörpers allseitig, also sowohl gegen aussen, als gegen den Zellsaft hin, eine hautartige Abgrenzung bilde. Eine solche Annahme ist dann, übrigens unter verschiedener Vorstellung der Qualität dieses Grenzwalls, auf Grund histologischer Beobachtung von verschiedenen Forschern (z. B. Hanstein) vertreten, von andern aber ganz oder theilweise bestritten worden[1].

Obgleich Nägeli[2] (1855) die allseitige Abgrenzung des Protoplasmakörpers durch eine hautartige Schicht annahm, und zugleich die besonderen diosmotischen Eigenschaften der Protoplasten in den allgemeinsten Grundlagen in voller Klarheit erkannte (vgl. Kap. VII), sah er doch mit Bezug auf Diosmose das Protoplasma als eine gleichartige Masse an; jedenfalls ist wenigstens in seinen Arbeiten keine Andeutung über eine functionelle Arbeitstheilung zu finden. Weiterhin[3]) führte ich dann in der schon angedeuteten

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 123 ff.; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 3. — Über Körnerplasma und Hyaloplasma vgl. auch diese Abhandlung p. 189.

2) Pflanzenphysiol. Untersuchungen von Nägeli und Cramer 1855, Heft I, p. 9.

3) Osmot. Untersuchungen 1877, p. 121; Physiologie I, p. 31. Nachdem de Vries in den nach 1877 erschienen Arbeiten das Protoplasma in diosmotischer Hinsicht als ein Ganzes behandelt hatte, trat er 1885 (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, p. 489) der gekennzeichneten functionellen Arbeitstheilung bei, die er merkwürdigerweise als eine neue Entdeckung behandelte (vgl. z. B. p. 542). Ich verweise in dieser Hinsicht auf die Kritik in der Botan. Zeitung 1886, p. 118 und auf die Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 316—324). An diesen Stellen ist auch schon hervorgehoben, dass die isolirte Vacuolenhaut, auf welche de Vries alle seine Schlüsse basirte, für sich nicht einmal den Beweis liefert, dass sich das innere Cytoplasma in diosmotischer Hinsicht different verhält. Ebenso ist gezeigt, dass de Vries unbegreiflicherweise die als Organ des lebendigen Protoplasmas von mir angesprochene Plasmahaut zu einer trockenen Niederschlagsmembran herabzusetzen suchte. Die Berechtigung, ja die Nothwendigkeit, auch die Erstarrungs-

Weise den Nachweis, dass der Protoplasmakörper ganz allgemein von einem continuirlichen Grenzwall besonderer Qualität umkleidet wird, der als Organ des lebendigen Organismus für die diosmotischen und osmotischen Vorgänge zunächst entscheidend ist und kennzeichnete so das osmotische System in der Zelle [1]).

Schon Nägeli (l. c.) hatte die plastische, mehr oder weniger zähflüssige Beschaffenheit des ganzen Protoplasmas, einschliesslich der Plasmahaut, betont und es ist schwer zu begreifen, wie, trotz der allbekannten plastischen Eigenschaften des lebendigen Protoplasmas, fernerhin die Plasmahaut von manchen Forschern als eine merklich feste Haut angesprochen werden konnte (von Euglenen, Infusorien ist hier abzusehen). Eine derartige Cohäsion setzte übrigens auch de Vries [2]) voraus, indem er die bedeutenden Dehnungen und Zusammenziehungen des ganzen Protoplasten, und ebenso der isolirten Vacuolenhaut, vorwiegend oder ausschliesslich auf elastische Dimensionsänderungen schob. Thatsächlich werden aber alle diese Dimensionsänderungen wesentlich nur durch die leichte Verschiebbarkeit der aufbauenden Theile, nöthigenfalls unter Mithülfe von Wachsthum auf Kosten des Cytoplasmas in dem schon kurz besprochenen Sinne vermittelt (vgl. p. 234). Eine in den Hauptzügen gleiche Auffassung vertrat ich im Anschluss an Nägeli, in den Osmotischen Untersuchungen, und betonte auch nachdrücklich, dass von einem merklich festen Aggregatzustand der Plasmahaut im lebendigen Organismus nie die Rede sein kann, wenn auch mit Absterben der Plasmahaut (wie im Cytoplasma) ein fester Aggregatzustand erreichbar ist. (Näheres über den Cohäsionszustand in Kap. V.)

Bezüglich des Ursprungs der Plasmahaut verdanken wir wiederum den ersten Erklärungsversuch Nägeli (1855, l. c.), der durch die Wirkung des berührenden Wassers an der Oberfläche des Protoplasmas die Plasmamembran

---

fähigkeit und die erstarrte Plasmahaut entsprechend zu berücksichtigen, bedarf wohl keines Commentars. Und wenn ich auch mit künstlichen Niederschlagsmembranen operirte, so geschah es doch in der ausgesprochenen Absicht (vgl. Vorwort d. Osmot. Unters.), um die fehlenden physikalischen Erscheinungen zu gewinnen, die erst ein fundamentales Verständniss der osmotischen Vorgänge und Leistungen der lebendigen Zelle ermöglichten. Wiederholt und nachdrücklich wurde auch in den Osmot. Unters. betont, dass das genetische Verhältniss der Plasmahaut ohne Belang ist in den Vorgängen, welche nur von der realen Existenz jener abhängen (vgl. auch diese Abhandlung p. 224). Vielleicht hat mangelhaftes Auseinanderhalten dieser Fragen bei de Vries' Interpretationen fremder Leistungen mitgewirkt.

1) Die Polemik Wigand's gegen die Plasmahaut trägt den Thatsachen keine Rechnung und operirt mit unklaren physikalischen und physiologischen Vorstellungen. Vgl. Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 321 Anmerkung.

2) Jahrb. f. wiss. Botan. 1885, Bd. XVI, p. 529, 538. Vgl. dazu Pfeffer, Botan. Zeitung 1886, p. 117.

(Hautschicht und Vacuolenhaut) entstehen lässt[1]). Entstehung aus dem Cytoplasma ist wohl weiterhin allgemein angenommen, bis de Vries Hautschicht und Vacuolenhaut in der schon gekennzeichneten Weise (p. 230), analog wie Zellkern und Chromatophoren als nur autonom sich erhaltende Organe ansprach. Dass diese Hypothese unzureichend begründet wurde und durch die Thatsachen wiederlegt wird, ist wohl zur Genüge dargethan worden.

Bei Sicherstellung des Zusammenhanges mit dem Cytoplasma ist doch der Bildungsmechanismus der Plasmahaut noch keineswegs genügend aufgehellt, wie ich das schon früher (1877) hervorhob und wie sich aus dem folgenden Kapitel ergeben wird. In diesem wird sich auch zeigen, dass die Plasmahaut nicht etwa einfach ein physikalisches Spannungshäutchen ist und dass die diosmotischen Verhältnisse nicht durch eine Ölschicht bedingt werden, wie es neuerdings von Quincke angenommen wurde.

IV. Ursachen der Entstehung der Vacuolenhaut.

Mit der behandelten Beziehung zwischen Cytoplasma und Plasmahaut sind die uns entgegentretenden Thatsachen im Allgemeinen verständlich, wenn auch damit noch nicht eine tiefere Einsicht in die näheren Modalitäten und Bedingungen des Bildungsprocesses der Plasmahaut gewonnen sind. Eine völlige Aufhellung in dieser Hinsicht ist überhaupt nicht wohl möglich, so lange die physikalischen, chemischen und bis zu einem gewissen Grade die physiologischen Eigenschaften des Protoplasmas nicht weitergehend aufgehellt sind. Bei der heutigen Sachlage aber muss man sich bewusst sein, wie ich das auch früher nachdrücklichst betonte[2]), dass allenfalls der Rahmen etwas enger begrenzt werden kann und dass man sich mit dem Versuche weiter einzudringen unvermeidlich auf hypothetischen Boden begeben muss.

Wirken, so weit bekannt, die Mikrosomen bei der Bildung der Plasmahaut nicht nothwendig mit, so muss doch schon unbestimmt bleiben, ob das ganze Hyaloplasma oder nur Theile dieses zur For-

1) Demgemäss sieht Nägeli in den Vacuolen wässerige Ausscheidungen im Protoplasma und in solchem Sinne sind die Vacuolen, abgesehen von de Vries, wohl allgemein als Bildungen angesehen worden, die an beliebiger Stelle ihren Ursprung nehmen können. Vgl. z. B. Mohl, Grundzüge d. Anatom. u. Physiol. 1857, p. 44; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 5.

2) Osmotische Untersuchungen 1877, p. 128. Vgl. auch Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen, Bd. II, p. 320.

mation der Plasmahaut befähigt sind (vgl. p. 231). Aber auch die allgemeine Frage, ob die Plasmahaut nur durch Zusammenschliessen ungelöster Theile, oder unter gleichzeitiger Entstehung solcher aus löslichen Substanzen gebildet wird, ist nicht entscheidend zu beantworten, da die augenscheinliche Existenz gelöster Stoffe im Cytoplasma natürlich für sich noch keinen Aufschluss giebt. Die äusserste Micellschicht der Plasmahaut kann freilich Gelöstes nicht enthalten, das von dem anstossenden Wasser unvermeidlich aufgenommen würde. Andrerseits kann aber auch die Mitwirkung von Gelöstem zur Erreichung der Plasticität nicht gerade gefordert werden, da letztere ebenso noch den dünnsten Plasmahäuten um isolirte Vacuolen zukommt. Trägt so die Plasmahaut in sich die leichte Verschiebbarkeit der Micellen, so spricht wiederum die unter Umständen erhebliche Veränderung des Cohäsionszustandes im Cytoplasma (Kap. V) eher für einen wechselseitigen Übergang zwischen Flüssigem und Festem, und es ist möglich, dass ein solcher Wechsel, den PFAUNDLER allgemein zur Erklärung des festweichen Aggregatzustandes annimmt, im Cytoplasma eine für die Cohäsion bedeutungsvollere Rolle spielt. So ist auch in solcher Erwägung die Möglichkeit zu ersehen, dass ein im Cytoplasma zeitweise oder dauernd gelöstes Theilchen sich in der Plasmahaut ungelöst erhält und zudem ist bei Colloiden die Grenze zwischen Lösungs- und Quellungszustand nicht immer scharf gezogen[1]).

---

1) Ähnliche Erwägungen wurden auch schon früher von mir angestellt (l. c., 1877, p. 131; vgl. auch Physiologie Bd. I, p. 31) und dabei wurde aufs Bestimmteste hervorgehoben, dass die ganze weitere Discussion von an sich hypothetischen Voraussetzungen ausgehe. In diesem Sinne ist auch die supponirte Mitwirkung gelöster Stoffe genommen. Sollte übrigens irgendwie ein Übergang aus dem gelösten oder flüssigen in einen relativ festen Zustand in der Bildung der Plasmahaut mitspielen, so würde ich keinen Augenblick Anstand nehmen, von einer Niederschlagsmembran oder Niederschlagshaut zu reden. Denn diese Bezeichnung ist bisher nicht für einen ganz bestimmten Bildungsmodus reservirt und ich wenigstens subsumire darunter, ganz unabhängig von Cohäsionszustand und von Leben oder Tod, alle hautartigen Bildungen, die irgendwie und irgendwo durch Ausscheidungen oder Mitwirkung einer solchen an beliebiger Oberfläche oder Contactfläche entstehen. Gegebenen Falles würde ich also auch eine Öllamelle eine Niederschlagshaut nennen. Die Polemik gegen eine Auffassung der Plasmahaut als eine Niederschlagsmembran ist wohl ganz allein der Beschränkung der Vorstellungen auf den einen durch TRAUBE bekannt gewordenen Bildungsmodus entsprungen.

Ohne damit einen bestimmten Entstehungsmodus kennzeichnen zu wollen, mag man immerhin die Plasmahaut als verdichtetes Cytoplasma auffassen. Eine relativ dichtere Lagerung der Micellen in der Plasmahaut ergiebt sich aus den diosmotischen Verhältnissen und aus der Isolation der Plasmahaut. Wenigstens wenn die Isolation durch sehr verdünnte Säure erreicht wird, bleibt die Plasmahaut als consistente und zusammenhängende Membran zurück, während das Innenplasma beim Erstarren zu einer porösen Masse wird, auch wohl Zusammenballung erfährt und hiernach ärmer an fester Substanz ist[1]).

Unsere Kenntnisse der chemischen Qualität von Cytoplasma und Plasmahaut sind nicht ausreichend, um Rückschlüsse auf das Verhältniss beider zu gestatten. Thatsächlich ist auch die chemische Natur des Baumaterials der Plasmahaut nicht ausreichend bekannt, doch spricht alles dafür, dass Proteïnstoffe wesentlich beim Aufbau betheiligt sind und die uns bekannten Eigenschaften der Eiweisskörper gestatten wohl auch Bildungsvorgänge, wie sie für die Entstehung der Plasmahaut zu fordern sind[2]). Ob nun diese aus Plastin oder je nach Umständen aus verschiedenen Proteïnstoffen zusammengesetzt ist, lasse ich dahin gestellt, und ebenso ist nicht zu sagen, ob neben den Eiweissstoffen noch andere Körper an der Construction der Plasmahaut Theil nehmen. Trotz dieser Unbestimmtheit lässt sich indess behaupten, dass weder die plastischen noch die diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut durch fettes Öl oder ähnliche Körper bedingt sind. Demgemäss ist auch die Annahme von Quincke[3])

---

1) Optisch wahrnehmbare Structuren sind in der Plasmahaut kaum zu erwarten und die bisher, übrigens nur im Hyaloplasmasaum beobachteten Differenzirungen können auch recht wohl von kleineren Vacuolen oder eingelagerten Körpern anderer Art herrühren. Anders liegt es natürlich, wenn die Plasmahaut, wie in Euglenen, in höherem Grade cohärent und differenzirt wird.

2) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 145. Fr. Schwarz (Cohn's Beiträge zur Biologie 1887, Bd. V, p. 166) vermuthet, dass es sich um Plastin handle, einen Körper, der erst nach 1877 dargestellt wurde. Übrigens sprach ich schon damals die Vermuthung aus, dass es sich im Cytoplasma, einschliesslich der Plasmahaut, um einen bisher aus Pflanzen nicht dargestellten Proteïnstoff handeln dürfte. — Die Haut der Euglenen und Infusorien ist noch nicht genügend untersucht. Über die Dotterhülle des Hühnereies vgl. Liebermann, Archiv f. d. gesammte Physiologie 1889, Bd. 43, p. 71.

3) Annal. d. Chemie u. Physik 1888, N. F., Bd. 35, p. 630, 636 u. s. w.

irrig, nach welcher die diosmotischen Eigenschaften durch eine dünne Ölhaut bestimmt sein sollen, welche sich durch Oberflächenspannung an der Grenzfläche des Protoplasmas erhält und deren Beweglichkeit durch Aufnahme von Eiweissstoffen vermindert sein kann.

Das schon besprochene Erstarren der Plasmahaut könnte nicht eintreten, wenn der mehr oder weniger zähflüssige Aggregatzustand derselben von Öl herrührte. Da ausserdem die Plasmahaut mit solchem Erstarren und ferner sehr schnell durch etwas Quecksilberchlorid und Jod viel permeabler wird, so kann die diosmotische Regulation in keinem Falle durch Öl bestimmt werden, während diese Erscheinungen sehr wohl mit einem Aufbau aus Eiweissstoffen vereinbar sind[1]).

Würde Öl die Diosmose reguliren, so könnten nur die in diesem löslichen Stoffe passiren und dies ist auch unzweifelhaft Quincke's Ansicht, der in solchem Sinne sich auf einige Körper beruft[2]), ohne aber die Gesammtheit der Erfahrungen über diosmotische Aufnahme in das Protoplasma in Erwägung zu ziehen, welche das Gegentheil schlagend lehren. So finde ich das ungemein schnell durch das lebende Protoplasma diosmirende Methylenblau in Mandelöl und Olivenöl vollständig unlöslich, ebenso aber auch Anilinblau[3]), das gar nicht in die Zelle aufgenommen wird. Sicherlich würde eine Ausdehnung derartiger Vergleiche auf andere Stoffe noch weitere gleichsinnige Argumente liefern. Doch genügt ja dieses eine Beispiel, und mit solcher Erfahrung ist auch eine Ölhaut von nicht wahrnehmbarer Dicke als diosmotisch massgebende Schicht ausgeschlossen.

Quincke hat übrigens die Ölhaut nur aus physikalischen Erfahrungen über Oberflächenspannungen und damit verknüpften Ausbreitungen dem Protoplasma aufgedrängt, ohne die Frage an dem Objecte selbst entscheidend zu prüfen[4]). Eine solche Übertragung ist aber auch rein physikalisch unzulässig, da die Spannung zwischen Öl und der Oberfläche des Protoplasten eine von Quincke in keiner Weise bestimmte Grösse ist und sich durchaus

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 141, 145; de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 19, p. 553, 562.

2) Vgl. Quincke, l. c., p. 625, 635.

3) Über Diosmose der genannten Farbstoffe vgl. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 186, 268. Das Öl bleibt immer und dauernd farblos, gleichviel ob man es mit der wässerigen Lösung des Farbstoffes schüttelt oder den Farbstoff trocken hinzugiebt. Nachweislich hat das Öl, auch wenn es Ölsäure enthält, keinen Einfluss auf den Farbstoff, nimmt also solchen nicht etwa als eine farblose Verbindung auf. — Auch Salpeter, Harnstoff, Coffeïn u. a. diosmiren mehr oder weniger durch Protoplasten, obgleich sie, soviel ich weiss, in Öl unlöslich sind.

4) Vgl. auch die Bemerkungen über Protoplasmabewegungen in Kap. V.

nicht nach Eiweiss und Öl bemessen lässt, da gelöstes Eiweiss an der äussern Grenzfläche des Protoplasmas nicht existirt und die Qualität dieses uns nicht bekannt ist. Übrigens ist bekannt, dass die Plasmahaut Wasser sehr leicht passiren lässt. Aus dem Vorkommen von Öltröpfchen im Protoplasma ist natürlich in unserer Frage durchaus kein Beweismaterial zu entnehmen. Übrigens werden Öltropfen von Plasmodien aufgenommen, ohne dass beim Contact irgend eine Ausbreitungstendenz sich bemerklich macht. Thatsächlich konnte ich selbst an den zuvor mit Öl in Berührung gebrachten Plasmodien eine Ölhaut weder direct, noch nach Zugabe von Alkanna erkennen. Die Möglichkeit gelegentlicher partieller Ausbreitung von Öl auf der Plasmahaut will ich damit nicht läugnen, ebenso ist nicht ausgeschlossen, dass eine kleinere Ölmenge in der Plasmahaut vorhanden ist, sowie ja diese von Öltropfen passirt werden kann. Die bekannte Einlagerung von ölartigen, wachsartigen und harzartigen Stoffen in die Zellhaut und die damit verknüpfte Herabdrückung der Permeabilität in Cuticula und Kork[1]) musste immer dem Physiologen die Frage aufdrängen, ob vielleicht die diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut in analoger Weise erzielt würden. Da ich aber bei Gelegenheit der osmotischen Untersuchungen die Unzulässigkeit solcher Erklärung erkannte, unterliess ich ein Eingehen auf diese schon damals in Erwägung gezogene Frage.

Wurde die Bildung der Plasmahaut als eine Function der Grenzfläche (wenigstens in Berührung mit Wasser) erkannt, so ist doch diese Function noch weiter in ihre Factoren zu zergliedern. In dieser Hinsicht wurde die Sachlage bereits in den Osmotischen Untersuchungen (p. 129) präcisirt, eine endgiltige Aufhellung ist aber auch heute nicht zu geben.

Zunächst drängt sich allgemein die Frage auf, ob die Entstehung unmittelbar (mechanisch) aus den Wirkungen in und an der Oberfläche resultirt, oder ob ein Reiz oder irgend eine vitale Function mit im Spiele ist. Letzteres ist zwar nicht unbedingt widerlegt, doch in hohem Grade unwahrscheinlich und jedenfalls bedarf es zur Bildung nicht der vollen vitalen Thätigkeit. Denn in beliebigen kleinen Protoplasmastücken (auch kernlosen) vermag Plasmahaut aus Cytoplasma zu entstehen und dieses auch bei Gegenwart von Chloroform und bei Mangel an Sauerstoff[2]). Doch stehen in isolirten und an sich nicht existenzfähigen Theilen nicht alle

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 48.

2) Vgl. Osmot. Unters., p. 133.

Functionen still[1]) und so kann man nicht mit aller Strenge behaupten, dass unter besagten Verhältnissen keine vitale Einzelleistung mitspielte. Trifft aber solches in vollem Maasse zu, so ist dieserhalb nicht nöthig, dass auch die weiter differenzirte Hautschicht einer Euglena in gleicher Weise unabhängig von lebendiger Thätigkeit entstehen muss. Auch kann die Plasmahaut recht wohl im Leben, sowohl für sich, als im Verband und in Abhängigkeit vom Ganzen, besondere Qualitäten und Fähigkeiten gewinnen.

Sind, wie ja wahrscheinlich, vitale Functionen ausgeschlossen, so muss weiter gefragt werden, ob schon in der freien Oberfläche resp. in den mit dieser zusammenhängenden Molekularwirkungen direct oder indirect die Bedingungen für Entstehung der Plasmahaut gegeben sind, oder ob es dazu noch besonderer Mitwirkung des Aussenmediums bedarf.

Eine bestimmte Entscheidung hat besondere Schwierigkeiten, wenn auch die Plasmahaut nicht ein solches physikalisches Spannungshäutchen ist, wie es an der Grenzfläche homogener flüssiger und zähflüssiger Medien sich nothwendig bildet[2]). Diese veränderten Molekularänderungen können aber recht wohl weitere Folgen haben und wenn dadurch z. B. in Gemischen eine gewisse räumliche Trennung suspendirter oder gelöster Stoffe in der Grenzschicht eintritt, so ist bei der Unbekanntschaft mit der Zusammensetzung des Protoplasmas schwer zu sagen, was hiermit direct oder durch die damit eingeleiteten weiteren Reactionen erreicht wird[3]). Diese Bedingungen ändern sich aber wiederum mit dem anstossenden Medium, da bekanntlich die Oberflächenspannung von der Natur der aneinander grenzenden Medien abhängt.

Deshalb geht aus der schon besprochenen, ohne Vacuolenbildung verlaufenden Lösung eines Asparaginkrystalls im Plasmodium (vgl.

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 378.

2) Vgl. z. B. Lehmann, Molekularphysik 1888, Bd. I, p. 251 und die dort citirte Literatur.

3) Vgl. dazu Osmot. Untersuchungen p. 130; Untersuchungen a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 303. — Ferner vgl. Mendelejeff, Berichte d. chem. Gesellchaft 1886, Bd. 19, p. 456; Fuchs, Beibl. z. d. Annal. d. Physik u. Chemie 1889, Bd. 13, p. 622; Spring, Zeitschrift f. physik. Chemie 1889, Bd. IV, p. 658; v. d. Mensbrugghe, Beibl. zu Annal. d. Physik u. Chemie 1890, Bd. 14, p. 16.

p. 221) wohl hervor, dass eine Plasmahaut von der Qualität, wie sie in Berührung mit Wasser entsteht, in der Contactfläche mit Asparagin sich nicht bildet, aber man kann deshalb nicht behaupten, dass etwa eine ausfällende Wirkung des Wassers mit im Spiele sein muss, da voraussichtlich auch die Oberflächenspannung des Protoplasmas in der Berührungsfläche mit Asparagin einen anderen Werth hat, als in der Berührungsfläche mit Wasser. Möglich ist indess eine solche von der Oberflächenspannung nicht unmittelbar abhängige Wirkung des Wassers, und nach bekannten Eigenschaften von Proteïnstoffen ist es recht wohl denkbar, dass eine Ausscheidung dieser an der Grenzfläche durch Entziehung des Lösungsmediums erreicht und damit, oder unter Mitwirkung dieses Vorgangs, die Continuität der Plasmahaut erzielt, zugleich aber auch die Entfernung des Lösungsmediums aus dem Cytoplasma vermieden wird[1]).

In allen angedeuteten Fällen ist aber die Natur der Grenzfläche von der Qualität des anstossenden Mediums abhängig und so lässt sich nicht von vornherein sagen, ob etwa das Protoplasma gegen Öltropfen, Oxalatkrystalle oder andere Körper nur ein einfaches Spannungshäutchen bildet oder eine weitergehende Abgrenzung erfährt[2]). Zugegeben, dass so eine Plasmahaut entsteht, so kann deren Aufbau doch Differenzen gegenüber der an Wasser stossenden Plasmahaut bieten und bisher sind nur für letztere die diosmotischen Verhältnisse studirt, welche derzeit weit mehr als optische Wahrnehmung ein Indicium für den molekularen Aufbau abgeben. Mit dieser Abhängigkeit von dem anstossenden Medium ist auch denkbar, dass schon

1) Eine Entstehung durch Fällung an der Grenzfläche nahm schon Nägeli an (Pflanzenphysiol. Untersuch. 1855, Heft 1, p. 9). Näher behandelte ich diese Frage in Osmot. Untersuchungen 1877, p. 132, 146). Fr. Schwarz (Cohn's Beiträge zur Biologie 1887, Bd. V, p. 166) glaubt, dass es sich speciell um Ausscheidung von Plastin handle, das in dem Protoplasma durch Alkalien und Phosphate gelöst gehalten werde. Ebenso nimmt Hansen (Flora 1879, p. 408) an, dass im Protoplasma Proteïnstoffe im gelösten und gequollenen Zustande enthalten sind. Übrigens wurden die Ursachen der Lösung von Proteïnstoffen von mir bei Gelegenheit der Untersuchungen der Proteïnkörper behandelt (Jahrb. f. wiss. Botanik 1872, Bd. 8, p. 491). — Über differente Eigenschaften des reinen und salzfreien Albumins vgl. auch Harnack, Berichte d. chem. Gesellschaft 1889, p. 3050.

2) Dieses gilt ebenso für die an Luft befindlichen Plasmakörper. Vgl. Osmot. Untersuchungen, p. 129.

mit der Natur der wässerigen Lösung die Eigenschaften der Plasmahaut in etwas modificirt werden und wahrscheinlich spielen auch derartige Einwirkungen in den Functionen des Organismus gelegentlich eine Rolle.

Dass aber die Plasmahaut kein einfaches physikalisches Oberflächenhäutchen sein kann, wie solches an der Grenzfläche homogener Flüssigkeiten entsteht[1]), ist schon aus den Isolirungsversuchen zu entnehmen, welche mit dem Erstarren die Plasmahaut als eine feste Membran von messbarer Dicke liefern. Mit einem einfachen Flüssigkeitshäutchen könnte ausserdem nicht wohl erreicht werden, dass die Grenzschicht so viele Stoffe nicht diosmiren lässt, welche im inneren Cytoplasma leicht diffundiren. Auch kann die zuweilen so sehr mächtige Entwickelung des sichtbaren Hyaloplasmasaumes in Plasmodien nicht der einfache directe Ausdruck der Oberflächenspannung sein, wenn auch daraus kein entscheidender Beweis in unseren Fragen abzuleiten ist[2]). Endlich mag auch nochmals daran erinnert werden, dass die Plasmahaut in weiterer Differenzirung bei Euglenen und Infusorien zu einer bestimmt abgegrenzten und festen Membran wird.

---

1) Vgl. dazu Osmotische Untersuchungen p. 129. — Die Auffassung der Plasmahaut als ein physikalisches Spannungshäutchen in älterer Literatur, so bei Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 3), M. Schultze (Protoplasma d. Rhizopoden u. d. Pflanzenzellen 1863, p. 58) entspricht einem ohne nähere physikalische und physiologische Erwägung hingeworfenen Gedanken. Dieses gilt ebenso für die Annahme von Kühne (Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 34, 71) und Strasburger (Studien über Protoplasma 1876, p. 29, 38), welche die Grenzfläche theilweise nur Spannungshäutchen, theilweise eine weiter differenzirte Schicht sein lassen. Dass die Plasmahaut nicht einfaches Spannungshäutchen sein kann, sprach auch Berthold aus (Protoplasmamechanik 1886, p. 151).

2) Hierbei kommen Diffusionswirkungen u. s. w. mit in Betracht und so ist auch schon in todter Masse ein hyaliner Saum um eine Emulsion möglich. (Vgl. Bütschli, Structur d. Protoplasmas 1889, p. 5. Separat aus Verhandl. d. naturh. medic. Vereins zu Heidelberg.) In lebensthätigem Protoplasma treten noch anderweitige Momente hinzu und die Separirungen, Schichtungen u. s. w. im Protoplasten sind nicht mehr so einfache Vorgänge, wie in todten Massen. (Vgl. dazu Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 130 ff.)

Bezüglich des Zellkerns der Chromatophoren u. s. w. ist die Sachlage im wesentlichen schon in den Osmotischen Untersuchungen (p. 147) gekennzeichnet. Speciell die im Zellsaft befindlichen Vacuolen erhielten ihre Umhüllung wohl der Regel nach im Cytoplasma, doch mag, wie allgemein, mit besonderem Inhalt, wie Gerbsäure u. s. w., die Qualität der Plasmahaut Besonderheiten bieten.

Da an der Grenzfläche zweier sich nicht mischender Medien allgemein ein physikalisches Oberflächenhäutchen entsteht, muss ein solches auch an der Contactfläche des Cytoplasmas mit Zellkern oder Chromatophor vorhanden sein, doch ist damit die Existenz einer Plasmahaut noch nicht gefordert. Wenigstens an dem Zellkern ist, wenn auch nicht in allen Entwickelungsstadien, eine membranartige Abgrenzung optisch wahrnehmbar[1]), deren diosmotische Eigenschaften aber noch nicht weiter studirt sind. Die scharfe Abgrenzung und das Getrenntbleiben fordert natürlich keine Plasmahaut, wenn anderseits auch von dieser allein es nicht abhängt, ob lebendige Protoplasten sich vereinigen oder durchdringen[2]).

Die in lebendigen Protoplasten vorhandenen Abgrenzungen sind natürlich nicht schlechthin nach dem Verhalten von Zellkern oder Chromatophor in Wasser zu beurtheilen. Diesem gegenüber verhalten sich beide in ähnlicher Weise wie das Cytoplasma, und die Chlorophyllkörper z. B. erfahren weitgehende Vacuolisirung[3]), welche in gleicher Weise wie dieser Vorgang in ausgetretenem Cytoplasma zu beurtheilen ist, wenn auch immerhin die Qualität des Baumaterials des Ganzen und der Plasmahaut Unterschiede bieten mag.

Nach Went[4]) sollen diese Vacuolen in keiner Weise mit den im Cytoplasma vorkommenden vergleichbar sein, ein Ausspruch, der allerdings durch keine annehmbaren Gründe gestützt wird. Natürlich würde nichts dagegen zu sagen sein, wenn Went diese Vacuolen deshalb pathologisch nennen will, weil solche normal im Chlorophyllkorn nicht vorkommen. Freilich muss es

1) Vgl. Zimmermann, Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle 1887, p. 31; ferner Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 519 und die an diesen Stellen citirte Literatur. — Auch die Controverse, ob die sog. Kernmembran dem Nucleus oder dem Cytoplasma angehört, ist nicht mit der nöthigen Kritik geführt. Nöthigenfalls haben auch beide eine Plasmahaut.

2) Vgl. auch die vorige Abhandlung p. 154, 174.

3) Vgl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 550.

4) Jahrb. f. wiss. Botanik 1888, Bd. 19, p. 341.

fraglich erscheinen, ob letzteres richtig ist, da Schimper[1]), in anderen Chromatophoren wenigstens, vacuolenähnliche, den Farbstoff enthaltende Räume nachwies und einen ähnlichen Aufbau der Chlorophyllkörner für möglich hält. Gleichviel wie übrigens diese Vacuolisirung von Chromatophoren oder Zellkern zu deuten ist, jedenfalls wird davon die genetische Beziehung der Vacuolenhaut zum Cytoplasma nicht berührt.

V. Aggregatzustand des Protoplasmas.

Vermag ich auch nicht die Cohäsion des Protoplasmas genauer nach Maass und Zahl zu bestimmen, so dürften doch einige Beobachtungen, wenigstens für concrete Fälle, eine annähernde Vorstellung über jene geben. Dieserhalb dürfte ein kurzes Eingehen auf dieses Thema geboten sein, da auch schon die dem gesammten Protoplasten zukommende Cohäsion für alle diejenigen Fragen von Bedeutung ist, welche, wie in Bewegungs- und Gestaltungsvorgängen, mit activen Leistungen oder mit Widerständen des Protoplasmas zu rechnen haben, Fragen, in denen allerdings das über die Cohäsion schon Bekannte öfters nicht richtig gewürdigt ist.

Seit Mohl, der zuerst das Protoplasma kennen lernte, stimmen alle Beobachter darin überein, dass die lebensthätigen vegetabilischen Protoplasten keine ansehnliche Festigkeit besitzen[2]). Speciell bei Umkleidung mit Zellhaut pflegt das Protoplasma mehr oder weniger zähflüssig oder allenfalls etwas gallertartig zu sein, doch erreicht bekanntlich die wahrscheinlich der Hautschicht entsprechende Membran bei Euglenen und Infusorien erhebliche Cohäsion[3]). Diese kann auch relativ ansehnlich in Plasmodien für die peripherischen Schichten werden, welche das zähflüssige bewegliche Innenplasma um-

1) Untersuchung über die Chlorophyllkörper 1885, p. 103, 154.

2) Mohl, Botan. Zeitung 1846, p. 94; Vegetabil. Zelle 1851, p. 42. Ferner z. B. Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, I, p. 3 und Mikroskop II. Aufl., p. 397, 548; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 69; Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 35 und Osmot. Untersuchungen p. 153, 169; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 85 u. s. w.

3) Es wird hier nur lebendiges, mit Wasser durchtränktes Protoplasma beachtet. Ebenso wird auch keine Rücksicht auf festere Gebilde genommen, wie sie namentlich im Thierreich aus dem Protoplasma hervorgehen können.

kleiden. Ferner sind die Körper der Samenfäden, sowie die Cilien an diesen und an anderen Schwärmzellen Beispiele für einen etwas festeren Aggregatzustand, der in diesen Fällen ohnehin durch die Lebensweise und die Function gefordert wird.

Die Plasmodien sind aber ein ausgezeichnetes Object, um zu verfolgen, wie unter constanten Bedingungen das festere ruhende und das zähflüssige strömende Protoplasma sich wechselseitig in einander verwandeln können, eine Verwandlung, die, gleichviel welche Ursachen ihr zu Grunde liegen, doch mit Rücksicht auf die Cohäsion mit der abwechselnden Verflüssigung und Erstarrung von Gelatine verglichen werden kann. Bewegt sich die Cohäsionsänderung in andern Protoplasten zumeist wohl in engeren Grenzen, so ist doch die an Plasmodien constatirbare Thatsache von fundamentaler Bedeutung für das Verständniss des Aggregatzustandes des Protoplasmas. Denn leichte Verschiebbarkeit der Theile, die geradezu allgemein als eine Eigenschaft und ein Symptom lebendiger Thätigkeit uns entgegentritt und nothwendig ist, ist nicht nur in dem zähflüssigen Protoplasma gewahrt, sondern auch in dem zeitweilig festeren Protoplasma, in welchem die Fähigkeit der Verflüssigung schlummert. So können denn auch die Plasmodien, trotz zeitweilig starrer Hülle, sich ohne Aufwand grösserer mechanischer Kräfte ausgestalten und unter Umständen sich überhaupt wie zähflüssige Massen verhalten. Ebenso ist aber, falls in anderen Pflanzen die Plasmahaut oder auch angrenzende Schichten ansehnlichere Cohäsion erreichen sollten, doch die besprochene plastische Bildsamkeit nicht verloren, welche unter Mitbetheiligung des Cytoplasmas weitgehende Ausdehnung und Zusammenziehung gestattet (p. 245).

Die Gesammtcohäsion ergiebt sich natürlich als Resultirende der einzelnen Theile. In dieser Hinsicht handelt es sich aber nicht nur um den Gegensatz von äusseren und inneren Schichten, sondern um die näheren Organe und Bausteine überhaupt, von denen uns einzelne, wie Zellkern, Chromatophoren, Mikrosomen distinct entgegen treten. Diese inhomogene Beschaffenheit soll indess zunächst nicht berücksichtigt werden, während unser Augenmerk auf die Cohäsion des ganzen Protoplasten oder auf den diesbezüglichen Gegensatz innerer und äusserer Schichten gerichtet ist. Jedenfalls ist aber klar, dass die zähflüssige oder plastische Beschaffenheit in

keinem Falle ein fest zusammenhängendes, dauernd starres Gerüste im Protoplasma zulässt[1]).

Zwischen flüssigem und festem Zustande giebt es alle möglichen Übergänge sowohl für homogene Körper, als für Gemische, und so lassen die Bezeichnungen jedenfalls einen Spielraum für den Aggregatzustand und die Cohäsion[2]). Mit zähflüssig oder schleimig soll also, dem üblichen Sprachgebrauch entsprechend, nur gesagt sein, dass die innere Reibung zwar gegen Leichtflüssigkeit gesteigert ist, aber doch schon durch die Schwere eine Verschiebung der Theilchen möglich ist. Dass dieses erst durch gewissen Kraftaufwand erreicht wird, soll durch weich, gallertartig, plastisch gekennzeichnet werden. Diese Ausdrücke werden hier ohne jede Voraussetzung über die inneren Ursachen und also in einem anderen Sinne als bei Pfaundler[3]) benutzt, welcher den weichen Zustand durch wechselseitigen

---

1) Vgl. auch Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 36. — An anderen Stellen (vgl. z. B. Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 86) habe ich genugsam hervorgehoben, dass ich den Protoplast als einen aus functionell differenten Theilen aufgebauten Organismus ansehe. Möglicherweise differenziren sich auch in rückwandelbarer Weise Theile des Cytoplasmas und es ist sogar wahrscheinlich, dass innerhalb des Cytoplasmas sich Partien ungleicher Cohäsion oder Dichte ausbilden, die unter Umständen direct oder an fixirten Präparaten optisch wahrnehmbar werden. Ich vermuthe, dass auf solche Weise, nöthigenfalls auch unter Mitwirkung räumlich verschiedener Vertheilung der Mikrosomen u. s. w., ein Theil der bisher beobachteten bezüglichen Structurverhältnisse zu stande kommt. Im Grunde genommen handelt es sich dabei um analoge Vorgänge, wie sie uns bei Formation von Hyaloplasma und relativ festen Protoplasmaschichten entgegentreten.

Den Cohäsionswechsel müssen wir als Thatsache hinnehmen, ohne ihn causal aufhellen zu können. Wie schon an früherer Stelle (p. 234) bemerkt wurde, muss auch unentschieden bleiben, ob es sich bei solchem Wechsel um gelöste oder um gequollene Körper handelt. Nähere Kenntnisse der Proteïnstoffe und der Ursachen, welche den Wechsel des Aggregatzustandes in Colloiden bedingen, liefern vielleicht einmal den Schlüssel für besagte Erscheinungen. Die Erstarrung von Gelatine kann übrigens daran erinnern, dass mit Zunahme der Cohäsion nicht nothwendig eine Abnahme des Wassergehalts verknüpft sein muss, der übrigens im Protoplasma überhaupt schwanken kann.

Will man das Protoplasma mit Rücksicht auf die Vertheilung differenzirter Theile in einem homogen erscheinenden Medium einer Emulsion vergleichen (Berthold, l. c., p. 64), so ist dagegen nichts einzuwenden. Für die Einsicht in das Wesen des Organismus ist damit nicht mehr gewonnen, als wenn man etwa Blut eine Emulsion nennt.

2) Vgl. z. B. Mousson, Physik 1871, Bd. I, p. 23; Müller, Lehrbuch d. Physik 1879, VIII. Aufl., Bd. II, 2, p. 133.

3) Sitzungsber. d. Wiener Akadem. 1876, Bd. 83, Abth. 2, p. 249.

Übergang der Theile aus dem festen in den flüssigen Zustand erklärt und von Flüssigkeit durchtränkte Gemische, wie Thon, plastisch nennt.

A. Beobachtungen am Plasmodium der Myxomyceten.

In Anpassung an die zellhautfreie Lebensweise besitzt das Plasmodium der Myxomyceten eine verhältnissmässig ansehnliche Cohäsion, die sich auch direct durch den Widerstand kund giebt, welchen das Plasmodium einem Zuge entgegensetzt.

Da aber der strömende, zähflüssige Theil des Körnerplasmas eine grössere Festigkeit nicht besitzen kann, so muss letztere wesentlich dem ruhenden Theil zufallen. Dieser besteht in Strängen zuweilen nur aus Hyaloplasma, meist aber schliesst sich letzterem, wenigstens in den ihre äussere Form bewahrenden Strängen, Körnerplasma an. Dieses bildet dann die Begrenzung des strömenden Körnerplasmas, das so mit einer ruhenden Hülle bis zu 0,01 mm Dicke (gelegentlich auch noch mehr) umgeben ist (Fig. 7, 8). Indess auch in Strängen, welche die äusseren Umrisse bewahren, sind die Ufer veränderlich. Gelegentlich sieht man die ruhende Schicht an Mächtigkeit abnehmen, während sie an anderen Stellen zunimmt, indem das einemal festes Plasma flüssig, das anderemal flüssiges fest wird. Seltener treibt wohl auch einmal ein erstarrter Ballen Körnerplasma mit fort, der gewöhnlich schnell abschmilzt und bald verschwunden ist. Dasselbe Spiel ist aber ebenso zu beobachten in flächenförmig ausgebreiteten Plasmodien, in welchen sich strömende Kanäle in ruhenden Schichten in bekannter Weise finden. In diesen kann dann durch allmähliche, aber auch durch schnelle Verflüssigung der Trennungsschicht die Vereinigung zweier Ströme erfolgen und ferner können neue Ströme in ruhendem Körnerplasma entstehen.

Hiermit sind zunächst nur Thatsachen mitgetheilt, welche schon de Bary[1]) erkannte. Vermuthete dieser auch schon Differenzen der Cohäsion, so ging er doch nicht weiter auf letztere ein und thatsächlich könnte der beschriebene Erfolg, ohne Unterschied der Cohäsion, erreicht werden, sofern nämlich das Bewegte sich wie eine Meeresströmung im Ocean verhielte. Dagegen sprechen freilich

1) Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 45.

schon die wellig begrenzten Ufer, welche die Reibung des strömenden Plasmas auszuhalten vermögen, bestimmteren Aufschluss aber gewährt der Widerstand gegen Zug- und Druckkräfte, welche durch die vom strömenden Plasma mitgeführten grösseren Körper ausgeübt werden. Derartige Beobachtungen wurden an Chondrioderma difforme mit festen Körpern, Vacuolen und durch Alkanna gefärbten Öltropfen angestellt[1]).

Wir haben hier zunächst nur die gerade ruhenden, nicht etwa die in Ausgestaltung begriffenen Plasmaschichten im Auge. Für diese ruhenden Schichten ergab sich, dass sie allen durch die Stromkraft entwickelten Druck- und Stosswirkungen vollständig gewachsen sind. So kam kein Mitreissen des ruhenden Ufers und kein Hervorwölben der umhüllenden ruhenden Schicht nach aussen zu stande, wenn Körner von Carmin, Indigo, Zinnober u. s. w. gegen die Wandschicht getrieben oder mit Mühe durch den engen strömenden Kanal eines dünnen Plasmodiumstranges gezwängt wurden.

Öltropfen und Vacuolen, welche im Körnerplasma, sofern deformirende Wirkungen fehlen, die Kugelform bewahren, werden beim Durchpressen durch engere Strömungskanäle entsprechend deformirt, um, wie ein elastischer Ball, sofort wieder die Kugelform zu erreichen, sobald die Erweiterung des strömenden Plasmas solches erlaubt (vgl. Fig. 7, 8, auch 2 und 3). Die Form des Ufers bestimmt also durchaus die stets entsprechend wechselnde Gestaltung der passirenden Öltropfen oder Vacuolen, und diese werden so, wenn die Verhältnisse es mit sich bringen, gelegentlich zu Cylindern mit gewölbten Endflächen, deren Länge den Durchmesser um das 4 bis 6fache übertrifft oder werden geigenförmig eingeschnürt (vgl. Fig. 7 *c*), ja sogar gelegentlich in zwei Vacuolen getrennt (vgl. p. 218). Solche Deformationen finden z. B. auch dann noch statt, wenn der Strömungskanal nur 0,005 mm Durchmesser hat und also die freien Endflächen der Vacuolen entsprechend kleine Krümmungsradien annehmen.

Den so entwickelten Druck- und Reibungswirkungen leistet das ruhende Plasma vollständig Widerstand. Denn selbst wenn diese Umhüllung auf eine dünne, etwa 0,003 mm mächtige Hyaloplasmazone sinkt, bemerkt man weder eine Erweiterung des Kanals, noch

1) Über Aufnahme dieser Öltröpfchen vgl. die vorige Abhandlung p. 152.

ein locales Hervortreiben nach aussen. Ebenso weicht das ruhende Körnerplasma, selbst wenn es ansehnliche Mächtigkeit erreicht, nicht aus, ja sogar locale Leisten, oder kegelförmige abgerundete Vorsprünge des ruhenden Plasmas erhalten sich, während sie entsprechende Deformation des passirenden Öltropfens (oder der Vacuole) veranlassen. Auch genügt bei flächenförmigem Plasmodium eine 0,005 mm mächtige ruhende Körnerschicht, um die in besagter Weise erzielten Druckentwickelungen zu tragen, denn andernfalls würde diese Trennungsschicht gegen das benachbarte strömende oder ruhende Plasma getrieben.

Im Allgemeinen passiren die Fremdkörper mit der Plasmaströmung, also relativ schnell, doch kommt es auch vor, dass jene während der Ruhepause, welche mit der Umwendung der Strömung verknüpft ist, länger auf einem Punkte verweilen oder auch, dass schnell auf einander Vacuolen, Öltropfen oder feste Körper, eventuell auch diese abwechselnd hindurchgetrieben werden. Aber auch bei so verlängerter oder dauernd wiederholter Reibung erwies sich das ruhende Plasma in schon besagter Weise widerstandsfähig und damit ist auch zugleich gesagt, dass Reibung und Druck durch flüssige oder feste Körper[1]) nicht als ein Reiz wirkt, welcher Verflüssigung des relativ starren Plasmas zur Folge hat[2]). Natürlich gilt dieses Alles nur innerhalb der Versuchsgrenzen und wir werden noch erfahren, dass ein dauernder Zug oder Druck von genügender Intensität thatsächlich andere Erfolge haben kann. Ferner ist zu beachten, dass der wechselseitige Übergang zwischen festem und flüssigem Protoplasma, ebenso wie unter constanten Verhältnissen, auch in den genannten Versuchen fortdauert. Eine Änderung in diesem Processe trat aber, so weit sich beurtheilen liess, unter solchen Versuchsbedingungen nicht ein und gelegentlich erhielt sich trotz wiederholter Durchtreibung von Öl, Vacuolen oder festen Körpern die Begrenzung des Strömungsfadens selbst 3 Minuten lang in anscheinend unveränderter Gestalt.

---

1) Über Unterschied zwischen Stossreizen und Contactreizen vgl. Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 483.

2) Ebenso wirken von aussen anstossende feste oder flüssige Körper nicht in auffälliger Weise als Reiz auf ein Plasmodium. Vgl. die vorige Abhandlung p. 151.

Der Druck, welchen Öltropfen und Vacuolen im Streben zur Gleichgewichtsfigur, der Kugelform, ausüben, erreicht jedenfalls eine nennenswerthe Grösse, wenn wir ihn auch nicht ganz genau bemessen können. Denn ausser von dem Krümmungsradius wird der Centraldruck auch durch die Spannung an der Grenzfläche bestimmt und diese Spannung eben kennen wir nicht. Ja wir können nicht einmal sagen, ob diese Spannung allein als Oberflächenspannung an der Grenzfläche zweier Flüssigkeiten zu stande kommt, oder ob noch eine gewisse elastische Cohäsion der Vacuolenhaut mitspielt, die wenigstens um Vacuolen vorhanden ist[1]). Aber selbst bei geringer Spannung in der Oberfläche fällt doch mit kleinem Krümmungshalbmesser der Centraldruck (Capillardruck) erheblich aus, da dieser bekanntlich im umgekehrten Verhältniss zum Radius steht. Ist also z. B. eine Berührungsfläche des deformirten Öltropfens oder der deformirten Vacuole mit dem Protoplasma eine Cylinderfläche, so lastet nun auf letzterer die Hälfte des Centraldruckes, welcher von der freien kugelförmig gekrümmten Endfläche ausgeht. Dem gesellt sich aber bei geigenförmiger Gestaltung der Vacuolen oder Öltropfen der an der einwärts gedrängten Stelle negativ werdende Capillardruck hinzu. Doch mit den Krümmungsradien allein, die in einer für unsere Zwecke ausreichenden Genauigkeit ermittelt werden könnten, ist der Capillardruck nicht bestimmt, der aber auf Grund von Erwägungen über Oberflächenspannung gegen das begrenzende ruhende Protoplasma einen Druck von 80 bis 160 mgr pro Quadratmillimeter, vielleicht aber auch einen um das vielfache höheren Druck ausüben dürfte.

Um entsprechenden Widerstand leisten zu können, muss die Cohäsion des ruhenden Protoplasmas die des strömenden jedenfalls sehr erheblich übertreffen, denn in diesem zähflüssigen Medium wird von Öltropfen und Vacuolen augenblicklich die einer gleichmässigen Oberflächenspannung entsprechende Kugelgestalt angenommen. In der Erreichung und Erhaltung dieser ist zugleich angezeigt, dass weder in der begrenzenden Plasmaschicht, noch in dem übrigen strömungsfähigen, zähflüssigen Körnerplasma (abgesehen von der

1) Es mag deshalb erlaubt sein auch von Capillardruck zu reden, wenn auch vielleicht andere als reine Flüssigkeitsspannungen im Spiele sind, die übrigens mit Bezug auf unsere Frage gleichen Effect erzielen.

Stromkraft) merkliche Spannungs- und Druckdifferenzen gegenüber den Vacuolen und den Öltropfen zur Geltung kommen. Nach diesen Bemerkungen bedarf es keiner näheren Erörterungen, dass die Cohäsion des ruhenden Plasmas immerhin relativ ansehnlich sein muss, obgleich der den strömenden Faden begrenzende Cylinder einen nur geringen Krümmungsradius besitzt. Ohne einen erheblichen Cohäsionsunterschied würde das ruhende Körnerplasma dem besprochenen Drucke ausweichen, gleichviel ob es nach aussen von dem Hyaloplasma umgrenzt ist oder, in einer Plasmodiumfläche, anderseitig wiederum an eine Strömungsbahn stösst. Die Dicke der ruhenden Schicht hat natürlich für deren Widerstandsfähigkeit immer Bedeutung und wenn jene, bei Reduction auf eine dünne Hyaloplasmazone, dennoch den gekennzeichneten Druckwirkungen gewachsen ist, so wird allerdings auch in Betracht zu ziehen sein, dass das Hyaloplasma oder die Hautschicht wahrscheinlich eine relativ ansehnlichere Consistenz als das ruhende Körnerplasma besitzen.

Alle diese mechanischen Leistungen hängen durchaus von den Protoplasmaströmungen ab. Demgemäss übt überhaupt das zähflüssige Körnerplasma, für welches annähernd die hydrostatischen Gesetze gelten, einen entsprechenden Druck gegen die begrenzende Wandschicht und jedenfalls kommt dieser Druck an den Stellen voll zur Geltung, gegen welche der Strom gerichtet ist. Finden an solcher Stelle Öltropfen und Vacuolen eine Widerlage, so werden sie entsprechend deformirt und wenn ein sich gabelnder Strom nach zwei Seiten Zugkräfte entwickelt, kann es selbst zu einem Zerreissen von Öltropfen oder Vacuolen kommen (vgl. p. 218 und Fig. 8). Leicht begreiflich ist aber auch, dass die in dem zähflüssigen Körnerplasma freischwebenden Vacuolen, während sie mit dem Strome fortgerissen werden, gewisse, doch gewöhnlich nur mässige Abweichungen von der Kugelform erfahren, zu der sie indess mit Nachlassen der Strömung sogleich zurückkehren. Die Thatsache, dass alle diese Deformationen nur in directer Abhängigkeit von der mechanischen Stromkraft zu stande kommen, und dass sie ebenso die todten Öltropfen treffen, schliessen die Mitwirkung einer durch Bewegung und Reibung ausgelösten Reizwirkung aus. Gleicherweise wird aber auch nicht etwa erst durch die Berührung mit Öltropfen u. s. w. die nöthige Cohäsion der ruhenden Plasmahülle gesteigert, da diese ohnedies

einen gleichen oder sogar höheren Druck von Seiten des Körnerplasmas auszuhalten hat.

Aus den mechanischen Wirkungen würde man natürlich auf die stromerhaltende Kraft schliessen können. Um aber über diesen wichtigen Punkt bestimmte Grenzwerthe zu erlangen, fehlt eine nähere Kenntniss des Capillardrucks resp. der Oberflächenspannung in Öltropfen und Vacuolen. Nach den schon erwähnten Erfahrungen mit diesen entspricht die stromerhaltende Kraft mindestens einem Druck von 80 bis 100 mgr auf das Quadratmillimeter, ist aber wohl sicher ansehnlicher. Zu einer Bestimmung der stromerhaltenden Kraft nach der von Poiseuille für enge Capillaren gefundenen Formel fehlt die Kenntniss der inneren Reibung im strömenden Plasma, die natürlich annähernd unter Voraussetzung der Gültigkeit dieser Formel zu berechnen wäre, sobald man über die Stromkraft sicheren Aufschluss hätte. Letztere würde z. B. bei einer Stromschnelligkeit von 0,1 mm pro Secunde einer Länge von 10 mm und einem Durchmesser von 0,02 mm des Stromfadens, also bei Verhältnissen, wie sie in Plasmodiensträngen vorkommen, nur einen Druck von 9,3 mgr auf das Quadratmillimeter betragen, wenn die Constante für Wasser eingesetzt wird[1]. Zweifellos ist

---

1) Für Wasser in Capillarröhren berechnet sich die stromerzeugende Kraft (H) in mm Quecksilber nach der Formel

$$H = \frac{v \, . \, l}{d^2 \, . \, \text{const.}},$$

in der v die Stromgeschwindigkeit in mm pro Secunde, l die Länge und d den Durchmesser der Capillare bezeichnet (Nägeli und Schwendener, Mikroskop II. Aufl., p. 384). Für Wasser ergiebt sich daraus, indem für 15° C. die Constante 3636,3 gesetzt wird, der unter den angegebenen Bedingungen berechnete Werth von 0,687 mm Quecksilberdruck, entsprechend einem Wasserdruck von 9,34 mm oder 9,34 mgr auf das Quadratmillimeter. Wie bekannt, steigt aber mit der Zähflüssigkeit die innere Reibung und damit die Constante sehr erheblich und es mag in dieser Hinsicht auf die auf Seite 264, Anmerkung, angeführten Versuche mit Gelatine verwiesen sein. Bei der Sachlage hätte es keinen Zweck näher zu discutiren, in wie weit die Erfahrungen an geraden und starren Capillaren auf die Strömung in Plasmodien anwendbar sind (vgl. auch Fick, Medicin. Physik 1885, III. Aufl., p. 102). Auch sei daran erinnert, dass in dem allseitig abgeschlossenen Körnerplasma nur Druckdifferenzen stromerzeugend wirken und der auf dem bewegten Plasma lastende volle Druck also nicht in Bewegung umgesetzt wird. — Anschliessend mag hier darauf hingewiesen sein, dass eine allmähliche Wanderung

aber die innere Reibung im zähflüssigen Plasma sehr viel ansehnlicher und so kann man nicht wissen, ob die stromerhaltende Kraft im Plasmodium 10 oder 100 mal grösser ist.

Eine gewisse Einsicht in die Cohäsion ist auch durch directe Belastung freier Plasmodienstränge zu gewinnen. Diese vermochten in annähernden Bestimmungen mit Chondrioderma einen Zug von 30 bis 60 mgr pro Quadratmillimeter ohne merkliche Überschreitung der Elasticitätsgrenze auszuhalten, wenn die Spannung nur 1 bis 4 Minuten anhielt. Da das strömende zähflüssige Plasma offenbar nur wenig zu dieser Tragfähigkeit beiträgt, die ruhende Umhüllung aber nur $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ der Querschnittsfläche betragen haben mag, dürfte für diese ein Tragvermögen von 120 bis 300 mgr anzunehmen sein. In diesem sind aber sicherlich die offenbar ungleich cohärenten Schichten des ruhenden Protoplasmas in verschiedenem Grade betheiligt.

Abgesehen von anderen Schwierigkeiten macht der Wechsel der Cohäsionsverhältnisse eine genaue Bestimmung dieser in dem Plasmodium unmöglich. Ein solcher Wechsel wird unmittelbar durch den wechselseitigen Übergang zwischen flüssigem und relativ festem Aggregatzustand und durch die damit verknüpfte Verdünnung und Verdickung der ruhenden Schichten angezeigt. Ebenso stehen damit die amöboiden Formänderungen in Verbindung, welche auch in einem Flächenstück nach längerer Bewahrung des Umrisses wieder Ausgestaltungen zu stande bringen können. Ein solcher Wechsel geschieht auch in den mit dem strömenden Plasma nicht in directer

---

des Protoplasmas von Zelle zu Zelle durch die freien Verbindungskanälchen, wenigstens mit Rücksicht auf die stromerzeugende Kraft, nicht gerade unmöglich erscheint, wie Noll annimmt (Naturwissenschaftl. Rundschau 1888, p. 59; Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. III, p. 531). Setzt man in obiger Formel $d = 0{,}001$ resp. $0{,}0001$ mm (diese geringe Grösse können sichtbare Objecte nicht erreichen), $l = 0{,}01$ mm, $v = 0{,}001$ mm, so berechnet sich für Wasser als Werth für H ein Druck von 0,00275 resp. 0,275 mm Quecksilber. Also selbst wenn die innere Reibung des Protoplasmas recht ansehnliche Werthe erreicht, könnte doch noch ein ausreichender langsamer Transport stattfinden, da hierfür nöthigenfalls ganz ansehnliche Bewegungskräfte in der Zelle zur Verfügung stehen. Ob solcher Austausch thatsächlich stattfindet, ist freilich eine andere Frage. Vgl. darüber auch Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 314.

Berührung stehenden Theilen, wie das locale Hervorwachsen von Pseudopodien in der Peripherie ruhender Plasmaschichten zeigt.

Bei solchem Wechsel muss aber, ähnlich wie in einem Cylinder aus Wachs oder Gelatine, der bald hier, bald dort durch Wärme erweicht wird, eine Verlängerung schon durch eine Zugkraft erzielt werden, der gegenüber das Plasmodium (resp. das Wachs) bei dauernder maximaler (statischer) Cohäsion vollkommene Elasticität bewahren würde. Da aber in dem immerhin doch weichen Plasmodium ein gesteigerter Zug an jeder beliebigen Stelle eine Verschiebung der Theile zu erzielen vermag, so ist, insbesondere bei minimaler und erst in längerer Zeit erreichter plastischer Dehnung, schwer zu sagen, was ohne und was mittelst Cohäsionsänderungen im Plasmodium erreicht wurde. Zudem tritt dabei noch die Frage auf, ob etwa der Zug als Reiz Wirkungen geltend macht und eine unbedingte Negation solcher Annahme ist nicht aus den Erfahrungen abzuleiten, dass feste und flüssige Körper auf das Plasmodium weder beim Anprall von aussen, noch im Innern eine auffällige Reizwirkung ausüben.

Jedenfalls ist verständlich, wie ein Plasmodiumstrang gegen eine Zugkraft sich zunächst wie ein elastischer Körper verhält, bei derselben Spannung aber nach 5 bis 15 Minuten eine bleibende Verlängerung erfährt, die schliesslich sogar, nach allmählicher Verdünnung einer Stelle, zum Abreissen führen kann. Ein derartiges Zerreissen wird der Regel nach bei allmählicher Steigerung der Spannung erreicht, während bei einem plötzlichen Anwachsen dieser auch Zerreissen ohne vorhergehende locale Einschnürung erfolgt.

Das Plasmodium ist aber, selbst bei maximaler Cohäsion, immer ein weicher Körper, dessen absolute Festigkeit 300 oder 1000 mgr pro Quadratmillimeter nicht übersteigen mag, während zum Zerreissen eines Bleidrahts von gleichem Querschnitt eine Belastung von 1,9 bis 2,2 Kilo nöthig ist. Die Cohäsion mag wohl annähernd durch eine mehr oder weniger erstarrte Gelatine versinnlicht werden, die auch eine weitere Veranschaulichung der im Plasmodium gebotenen Verhältnisse gestattet, wenn man dafür sorgt, dass ein Achsenfaden flüssiger Gelatine sich in einem erstarrten Mantel dieser Substanz bewegt[1]).

---

1) Zu diesem Zwecke benutzte ich 2proc. Gelatine, in welcher Carmin aufgeschwemmt war. Diese wurde auf gewünschter Temperatur in einem Gefäss

Die Dehnungsversuche wurden mit sehr kräftigen Plasmodien von Chondrioderma angestellt, welche von Fabastengeln frei in Wasser herabhingen und zunächst dem Stengelstück einen einfachen Strang bildeten, der weiterhin sich gewöhnlich verästelte. Indem nun der Stengel im dampfgesättigten Raume aus dem Wasser gehoben wurde, lastete auf besagtem Haftstrange der Zug des in Luft schwebenden Plasmodiums, dem zumeist noch kleine Fabastückchen anhafteten. Dieses spannende Gewicht wurde direct mit der Wage ermittelt und z. B. in einem Falle zu 3,5 mgr bestimmt, während der tragende Strang an den dünnen Stellen ungefähr 0,3 mm Durchmesser, also eine Querschnittsfläche von annähernd 0,07 mm besass. Demgemäss wirkte hier auf das Quadratmillimeter ein Zug von 50 mgr und dieser erzielte im Laufe von $2^1/_2$ Minuten keine merkliche Verlängerung, während nach 12 Minuten ein Ausziehen des tragenden Stranges begonnen hatte. Mit Übergehung anderer Versuche erwähne ich noch, dass in einem Falle in dem etwa 0,06 Quadratmillimeter Querschnittfläche besitzenden Plasmodiumstrang bei einer Belastung von 210 mgr pro Quadratmillimeter sogleich plastische Dehnung bemerklich und in ungefähr $1^1/_2$ Minute ein Abreissen in der vorhin beschriebenen Weise herbeigeführt wurde[1]). Zu gleichen Resultaten führten übrigens Controlversuche, in welchen die Plasmodien unter Wasser einer bekannten Spannung ausgesetzt waren. Von der anscheinend elastischen Dehnbarkeit kann man sich an den submersen Strängen durch directes Spannen mit der Hand überzeugen, wenn das

---

gehalten, in welches der eine Schenkel eines dünnen Glasrohres tauchte, dessen andere Seite mit einem Gefäss communicirte, in welchem die Luft durch die Pumpe verdünnt werden konnte. In der Mitte war das Glasrohr in eine Capillare ausgezogen, die an der Beobachtungsstelle ungefähr einen Durchmesser von 0,2 mm hatte. Durch Abkühlen der Capillare, nöthigenfalls unter Zuhülfenahme von einigen Eisstückchen oder Salpeterkrystallen, konnte dann leicht erreicht werden, dass in einer erstarrten Wandschicht ein Achsenfaden flüssiger Gelatine sich bewegte. Wurde die Temperatur der zuströmenden Gelatine erhöht, so nahm die Dicke der Wandschicht ab und wuchs in entgegengesetztem Falle durch Ansatz erstarrender Gelatine. Die ganze Erscheinung ähnelte im Wesen der Sache sehr der Strömungsbewegung in Plasmodien. Wie sehr aber die Zähflüssigkeit auf die Bewegung influirt, mag daraus erhellen, dass in einer 80 mm langen Capillare leichtflüssige Gelatine schon bei einem Luftdruck von 10 mm Quecksilber ungefähr so schnell wie der Strom in Plasmodien sich bewegte, während zur Erzielung solcher Schnelligkeit der Druck auf 400 — 500 mm gesteigert werden musste, als die Gelatine dem Erstarren sich näherte, obgleich immer noch die strömende Masse bis an die Glaswand reichte.

1) Natürlich kann auch durch einen genügend kräftigen Wasserstrom ein Zerreissen herbeigeführt werden, wie es Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 62) beobachtete.

Plasmodium beiderseitig an Stengelstückchen anhaftet und so Handhaben bietet. In allen diesen Versuchen spielt freilich die schleimige Hülle, sofern solche vorhanden, in etwas mit. Übrigens war diese in verschiedenen Versuchen an den in Betracht kommenden Stellen nicht ausgebildet.

Anschliessend sei hier auch der Cilien in Schwärmzellen gedacht, welche wohl eine noch ansehnlichere Cohäsion haben müssen, um durch ihre Thätigkeit die zur Fortbewegung des verhältnissmässig grossen Organismus nothwendige Arbeit leisten, resp. die damit verknüpften Spannungen aushalten zu können[1]). Letztere muss z. B. sehr ansehnlich werden, wenn Bodo saltans mit einer Geisel haftet und durch die kräftigen Schnellbewegungen der ganze aus Masse und Geschwindigkeit resultirende jedenfalls verhältnissmässig sehr ansehnliche Zug auf diese Geisel wirkt[2]). Ein derartiges Verhalten kommt wohl auch bei Chlamidomonas pulvisculus vor, wenn eine oder beide Wimpern mit der Spitze festhaften. Die Cilien dieses Organismus sind ausserdem durch Contact reizbar und schleudern durch ihre damit erzielte Ausstreckung den Organismus ganz plötzlich um ein erhebliches Stück im Wasser zurück[3]). Diese erhebliche Arbeitsleistung, resp. Spannung fällt aber den Cilien zu, deren Querschnittsfläche dabei ungefähr nur den 70sten Theil des Querschnitts des Schwärmers beträgt. Für Chlamidomonas ermittelte ich z. B. in einem Falle den grössten Querschnitt senkrecht zur Längsachse zu ungefähr 0,025 Quadratmillimeter, die Querschnittsfläche beider Cilien zusammen zu 0,00036 Quadratmillimeter und das Volumen des cilienfreien ellipsoidischen Körpers zu 0,000000250 Cubikmillimeter. Ferner deutet z. B. die Durchzwängung des Körpers der Samenfäden von Farnen auf ansehnliche Cohäsion und elastische Eigenschaften[4]). Dabei hat die Körpermasse, analog wie das erstarrte Plasma der Myxomyceten, die Fähigkeit, in der Eizelle in einen sich vertheilenden Zustand überzugehen und die Cilien entstehen ja aus Cytoplasma (Hautschicht), in das sie gelegentlich wieder aufgenommen werden[5]).

Zur näheren Berechnung des in Öltropfen bestehenden Centraldrucks fehlt die genügende Kenntniss der Spannung an der Oberfläche, welche in jedem Falle wie ein elastisches Häutchen wirksam ist. Wenn wir auch voraussetzen wollen, dass Olivenöl und ebenso das strömende Protoplasma nur als Flüssigkeiten in Betracht kommen, so lässt sich doch die an der Grenzfläche beider bestehende Oberflächenspannung nicht nach dem Verhalten von Olivenöl gegen Wasser oder Eiweisslösung ermitteln; wissen wir

---

1) Über Bewegungen kleiner Körper in Wasser vgl. Nägeli, Botanische Mittheilungen 1881, Bd. 3, p. 337.

2) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1888, Bd. II, p. 595.

3) Pfeffer, ebenda 1884, Bd. I, p. 446.

4) Pfeffer, l. c., 1884, p. 394.

5) Vgl. Klebs, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. I, p. 256.

doch nicht einmal, ob gelöstes Eiweiss in der Contactfläche existirt (vgl. bezüglich der Plasmahaut p. 248). Diese Oberflächenspannung α_{12} (d. h. die in mgr gemessene Spannung, welche auf die Strecke einer Flüssigkeitsoberfläche von der Breite eines Millimeters ausgeübt wird) bestimmte Quincke[1]) für frisches Olivenöl und Wasser zu 2,296 mgr, für Olivenöl und hoch concentrirte Eiweisslösung, wie sie in der Contactfläche im Protoplasma jedenfalls nicht besteht, zu 0,359 mgr. Mit 0,2 mgr für α_{12} dürften wir also sicher einen zu geringen Werth annehmen, mit dem sich nach der Formel $p = \alpha_{12}\left(\frac{1}{R} + \frac{1}{R'}\right)$[2]) ein Capillardruck ($p$) von 80 mgr resp. von 160 mgr pro Quadratmillimeter berechnet, wenn der Radius der Öltropfen zu 0,005 resp. zu 0,0025 mm gesetzt wird.

Thatsächlich erleiden sogar Öltropfen von noch geringerem Durchmesser die früher beschriebenen Deformationen und nehmen dabei an den freien Endflächen Werthe für R an, welche unter den oben eingesetzten Grössen liegen. Dann lastet aber auf der cylindrischen Contactfläche des begrenzenden Protoplasmas (da $R' = \infty$ ist) der halbe obige Capillardruck. Diesem addirt sich ferner bei biscuitförmiger Einschnürung der nun negative Druck und da zudem α_{12} voraussichtlich grösser ist als 0,2 mgr, so üben solche kleine deformirte Öltropfen wohl sicher auch ansehnlichere, vielleicht weit ansehnlichere Druckwirkungen auf das ruhende Protoplasma aus.

Über den Capillardruck in Vacuolen sind ebenso keine sicheren Grössen zu ermitteln und es muss fraglich bleiben, ob dieser in den Vacuolen grösser oder kleiner ist als in Öltropfen. Da aber beide in dem Körnerplasma, sofern mechanische Deformationen ausgeschlossen sind[3]), selbst bei ansehnlicherem Durchmesser sogleich die Kugelgestalt annehmen und bewahren, so ist damit zugleich angezeigt, dass jenes sich annähernd wie eine Flüssigkeit verhält und dass auch an der Contactfläche in keiner anderen Weise, wie z. B. durch chemische Differenzen, Spannungsunterschiede von einiger Bedeutung veranlasst werden. Denn mit solchen müsste die Kugel in eine andere Gleichgewichtsfigur übergehen, damit für jeden Punkt der Oberfläche die Summe der Hauptkrümmungsradien dieselbe wird[4]).

Die hier benutzten Methoden erschöpfen natürlich nicht die Mittel, welche zur Erforschung der Cohäsionsverhältnisse angewandt werden können. Auch wird es ferneren Studien unzweifelhaft gelingen, die Oberflächenspannung

---

1) Quincke, Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F., Bd. 35, p. 581. Vgl. z. B. auch Lehmann, Molekularphysik 1888, Bd. I, p. 254.

2) Quincke, l. c., p. 584; Lehmamn, l. c., p. 254.

3) Dahin gehört auch die Längsdehnung der Vacuole, welche z. B. durch einen eingeschlossenen zu langen Gypskrystall erzielt wird.

4) Vgl. auch Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 171.

resp. den Capillardruck an Öltropfen, Vacuolen oder anderen Gebilden annähernd zu ermitteln und so bestimmtere Werthe für die Deformationskräfte, also auch für die stromerzeugende Kraft und die Widerstandsfähigkeit des umgebenden ruhenden Plasmas zu gewinnen. Vielleicht lässt sich innerhalb der Plasmodien eine von Quincke[1]) angewandte Methode nutzbar machen, nach der die Oberflächenspannung an einer Flüssigkeitsblase aus dem Abstand von Kuppe und Bauch dieser ermittelt wird. Ferner ist z. B. die Einführung weicher Körper von bekannter Cohäsion möglich und auch aus der Vergrösserung oder Verkleinerung der Vacuolen, bei gleichzeitiger Kenntniss der dabei wirksamen osmotischen Kräfte, lassen sich möglicherweise weitere Mittel entnehmen.

B. Über die Cohäsion des Protoplasmas in hautumkleideten Zellen.

Die an sich nur geringe Cohäsion der Plasmodien ist immerhin ansehnlicher, als die Cohäsion in denjenigen Protoplasten, welche innerhalb einer Zellhaut leben und in letzterer Widerlage und Stütze finden. Diese Protoplasten verhalten sich, als Ganzes betrachtet, allgemein wie eine mehr oder weniger zähflüssige Masse. Doch wie in physikalischer Hinsicht keine scharfe Grenze zwischen zähflüssigem und weichem Aggregatzustand gezogen werden kann (p. 255), sind auch die zähflüssigen und weichen Protoplasten durch Übergänge verknüpft. Ohne hier die specifischen und zeitweiligen Cohäsionsdifferenzen in Protoplasten zu discutiren, sei daran erinnert, dass in den Plasmodien nur das peripherische Plasma festweich ist, diese consistentere Schicht aber, namentlich in dünneren Strängen, auf einen dünnen Hyaloplasmasaum reducirt sein kann. Damit nimmt die Cohäsion des Ganzen ab und Stränge, die vorwiegend aus strömendem Protoplasma bestehen, verhalten sich bezüglich ihres Aggregatzustandes augenscheinlich ähnlich wie die in Zellhauthüllen lebenden Protoplaste. Durch etwas stärkeren Zug oder Druck können aber die Plasmodien ebenfalls jederzeit plastisch deformirt werden und bei dauernder gleichsinniger Wirkung erzielen selbst geringere Kräfte solche Deformationen, indem sie im Erfolge, wie schon erläutert wurde, durch den Wechsel in der Cohäsion unterstützt werden.

Auch spielt sich während der normalen Lebensthätigkeit eine

1) Poggendorff's Annalen 1870, Bd. 139, p. 5.

Verschiebung der Theilchen in den festeren Partien der Plasmodien ab und solche Fähigkeit ist nothwendig, um den Plasmodien amöboide Ausgestaltungen, Aufnahme fester Partikel u. s. w. zu gestatten. Solche Ausgestaltungen sind jedenfalls die Folge örtlicher Verschiedenheiten in den wirkenden Kräften und überhaupt der maassgebenden Bedingungen. Wenn aber diese localen Differenzen aufhören, die ganze Oberfläche sich nun also wie eine Haut annähernd gleicher Spannung verhält, so ist bei der gekennzeichneten und sich erhaltenden Verschiebbarkeit der Theile wohl verständlich, dass ein solches Plasmodium allmählich Gleichgewichtsfiguren zustrebt, wie sie zähflüssige Medien und speciell auch die in Zellhaut eingeschlossenen Protoplaste (z. B. bei Plasmolyse) schneller erreichen.

Abgesehen von gewissen Entwickelungsstadien[1]), wird ein solches Streben nach besagter Gleichgewichtsfigur anscheinend allgemein im Plasmodium bemerklich, sobald die normale Lebensthätigkeit mehr oder weniger beeinflusst wird. Wenigstens sind Abrundungen, Zerspaltungen u. s. w. z. B. bei Temperaturextremen, Sauerstoffentziehung, Chloroformiren, elektrischen und mechanischen Eingriffen[2]), gewöhnlich zu bemerken. Freilich kann man dabei nicht ohne weiteres wissen, in wie weit eine Abnahme der Cohäsion mitwirkt und, dem allgemeinen Eindruck nach, scheint in der That bei ungünstigen äusseren Einflüssen die Mächtigkeit der relativ starren Plasmahülle sich öfters zu verringern. Ähnliche Erfolge erzielen auch plasmolytische Einflüsse, in denen freilich (wie für alle Fälle zu beachten ist) im Verhältniss zu den Cohäsionskräften eines Plasmodiums sehr ansehnliche osmotische (negative) Druckkräfte entwickelt werden können.

Den zellhautumkleideten Protoplasten kommt, wie bereits durch Mohl, Nägeli, Pringsheim u. A. erkannt wurde, der Regel nach eine mehr oder weniger zähflüssige Beschaffenheit zu. Es folgt dieses schon aus dem schnellen Streben zur Gleichgewichtsfigur bei plasmolytischen Wirkungen und der faltenlosen Vergrösserung oder

---

1) Vgl. de Bary, Pilze 1884, p. 460.

2) Einige Beobachtungen dieser Art bei Kühne, Unters. über das Protoplasma 1864, p. 74 ff. Vgl. auch Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 383 und diese Abhandlung p. 198.

Verkleinerung der Oberfläche des lebenden Protoplasmas, das auch gegenüber sehr geringen osmotischen Drucken sich entsprechend verhält. Ebenso zerfallen langgestreckte Protoplasten, wie Flüssigkeitscylinder, in einzelne sich endlich separirende Abschnitte und bei localer Abhäsion an der Zellwand werden bei plasmolytischer Contraction dünne Plasmafäden ausgezogen und dem entsprechende Gleichgewichtsfiguren angenommen[1]). Diese Fäden aber entstammen der Hautschicht und lehren, dass letztere, wie nach den früheren Argumenten die Plasmahaut überhaupt, ihre Oberfläche wie eine zähflüssige Masse, nöthigenfalls unter Betheiligung des Cytoplasmas vergrössert oder verkleinert (vgl. p. 228, 234). Demgemäss ist mit einer relativ grösseren Dichte der Plasmahaut (p. 238) dennoch eine schnelle Verschiebung der aufbauenden Theile möglich und so auch wohl verständlich, dass die sich dauernd in Continuität erhaltende Vacuolenhaut in den Protoplasmaströmungen mitbewegt ist.

Im strömenden Protoplasma pflegt sich die Hautschicht in Ruhe zu befinden, auch wenn sie nicht mehr durch Adhäsion an die Zellwand gehemmt ist, und z. B. in Nitella und Chara wird die ruhende, die Chlorophyllkörner beherbergende[2]) Schicht etwas ansehnlicher, ist übrigens, ebenso wie die ruhende Schicht in Plasmodien, in veränderlicher Weise gegen das bewegte Cytoplasma abgegrenzt. Wohl möglich, dass die Dichte des letzteren in etwas von der ruhenden peripherischen Masse übertroffen wird, doch selbst wenn die Cohäsion der letzteren etwa den ruhenden Schichten in Plasmodien gleich stände, würden sie doch bei ihrer geringen Mächtigkeit dem Protoplasma keine erheblichere Cohäsion zu verleihen vermögen und auch ein Plasmodiumstrang verhält sich wie zähflüssig, wenn die nicht strömende Peripherie auf sehr geringe Dicke reducirt ist. Übrigens ist aus der relativen Ruhe allein noch nicht auf grössere Cohäsion zu schliessen (p. 256), welche demgemäss auch nicht an-

---

1) Vgl. Berthold, l. c. und die andere auf p. 253 genannte Literatur.

2) Vgl. z. B. Velten, Flora 1873, p. 97; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 35, 45, 53, 78 und die dort citirte Literatur.

3) Die Chlorophyllkörner gerathen übrigens gelegentlich in die Strömung. Vgl. auch darüber Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Botan. 1879/81, Bd. XII, p. 333.

sehnlicher in denjenigen Protoplasten sein muss, welchen auffällige Strömungsbewegung abgeht.

Durch Strömung wird allerdings der zähflüssige Zustand angezeigt und diesem entsprechend senken sich in bewegten, aber auch in ruhenden Protoplasten Fremdkörper vermöge ihres specifischen Gewichtes, doch hindert die Zähflüssigkeit Molekularbewegung kleiner Partikel. Bei Stauung von Stärkekörnern und Chlorophyllkörpern aber wird durch die Stromkraft die Vacuolenhaut gegen den Zellsaft ausgebaucht, vermag also dem durch die Stromkraft entwickelten Drucke keinen ausreichenden Widerstand entgegenzusetzen[1].

Da in den zellhautumkleideten Protoplasten die Verhältnisse schon der geringen Mächtigkeit halber ungünstiger liegen, um aus der Deformation von Vacuolen u. s. w. bestimmtere Anhaltspunkte über den Cohäsionszustand zu erhalten, so habe ich nähere Beobachtungen in dieser Richtung nicht angestellt. Übrigens ist bekannt, dass sich, der zähflüssigen Beschaffenheit entsprechend, frei im Protoplasma befindliche Vacuolen ebenso wie in Plasmodien abrunden. Auch ist z. B. in den Wurzelhaaren von Trianea zu ersehen, dass die Stromkraft eine Vacuole zu deformiren vermag, wenn diese gegen die Hautschicht gepresst wird. Sobald aber die Vacuolen (zu denen natürlich auch der Zellsaft gehört) nur durch dünne Lamellen getrennt sind, werden Gleichgewichtsfiguren wie in zähflüssigen Medien, also z. B. Schaumgewebe oder Seilpolygone, angestrebt[2]. Demgemäss wird z. B. die Vacuolenhaut convex gegen den Zellsaft gewölbt, wenn jene eine dünne Trennungsschicht zwischen diesem und einer kleinen Vacuole bildet und Entsprechendes beobachtet man auch an Strömungsfäden, in denen eine Vacuole eingeklemmt ist. Übrigens wird auch im Plasmodium die Hautschicht nach aussen gewölbt, wenn sie nur als sehr dünne Lamelle eine kleine Vacuole von der umgebenden Flüssigkeit trennt.

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 380.

2) Vgl. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 166, 219. — Die realen Gestaltungen bedürfen übrigens doch mit Rücksicht auf die jeweiligen Ursachen näherer Studien, so auch schon der einfache Fall, dass ein langer cylindrischer Zellsaft mit gewölbten Endflächen durch ein Wandplasma von überall ungefähr gleicher Mächtigkeit umschlossen wird.

Speciell in dem Plasmodium liess sich in sehr evidenter Weise der wechselseitige Übergang zwischen zähflüssigem und festerem Cytoplasma verfolgen und voraussichtlich ist gewisser Cohäsionswechsel eine sehr allgemeine Erscheinung, die nicht auffällig hervortritt, wenn eine ansehnliche Schicht von relativ festem, nicht mitströmendem Cytoplasma fehlt[1]). Ob solche festere Cytoplasmahüllen in Primordialzellen sich häufiger einfinden, habe ich nicht untersucht. Übrigens sind z. B. die aus dem Cytoplasma entstehenden Cilien Beispiele für eine gesteigerte Cohäsion, welche natürlich, ebenso wie in Gelatine, nicht nothwendig mit Abnahme des Wassergehalts verknüpft sein muss.

Der gekennzeichnete Aggregatzustand und Cohäsionswechsel kommt, wie aus dem Gesagten genugsam hervorgeht, dem normal lebensthätigen Protoplasten zu. Demgemäss sind die daraus sich ergebenden Gestaltungen bei Plasmolyse u. s. w. nicht erst Folge einer durch Reizwirkung veranlassten Herabdrückung der Cohäsion, wie Velten[2]) annahm. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass, so gut wie in normalen Bedingungen, auch durch Reize ein Cohäsionswechsel sich einstellen kann und äussere Verhältnisse scheinen in der That in solchem Sinne auf Plasmodien influiren zu können.

Vermöge des Aggregatzustandes streben die Protoplaste in Zellhäuten im Allgemeinen in solchem Grade den zähflüssigen Medien zukommenden Gleichgewichtsfiguren zu, dass abweichende Gestaltung nur durch darauf zielende Constellationen sich erhalten. Die Plasmodien sind zwar auch genügenden Kraftleistungen gegenüber plastisch, doch ist es fraglich ob, trotz der früher gekennzeichneten Mitwirkung des Cohäsionswechsels, im Plasmodium der in der Peripherie entwickelte Centraldruck ausreichen würde, um diesem Protoplasma die einem zähflüssigen Medium entsprechende Gleichgewichtsfigur aufzudrängen. Jedenfalls würde solches nur sehr allmählich erzielt werden und schon dieserhalb vermag das sich

---

1) Wechsel in dem Aggregatzustand haben übrigens verschiedene Autoren angenommen, wie Pringsheim, Velten, Hanstein.

2) Die physiol. Beschaffenheit d. pflanzlichen Protoplasmas 1876, p. 5, 18. (Separatabz. aus Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73.) — Auch Berthold (l. c., p. 86) erklärte sich schon gegen diese Auffassung Velten's.

ausgestaltende Plasmodium in bekannter Weise die mannigfachsten Umrisse anzunehmen, in denen naturgemäss, etwa wie in mässig starrer Gelatine, scharfe Ecken und Kanten fehlen, doch immerhin, z. B. in den Pseudopodien, sehr geringe Krümmungsradien erreicht werden.

C. Blicke auf Ausgestaltung und Strömung in Protoplasten.

Durch welche Ursachen und Mittel die Ausgestaltungen des Protoplasmas erreicht werden, ist keineswegs genugsam aufgehellt. Zur Klärung der Sachlage dürften indess einige Worte von Vortheil sein, wenn ich auch diese Frage nicht näher behandeln kann, welche in einiger Beziehung zu den Cohäsionsverhältnissen steht.

Mit Rücksicht auf die mechanische Ausführung kann allgemein gefragt werden, ob die gestaltenden Kräfte irgendwie oder irgendwo in dem Protoplasma entwickelt, oder ob jene durch die physikalische Oberflächenspannung geliefert werden. Nach dieser letzten Auffassung, welche Berthold und Quincke vertreten, würde allein die physikalische Spannung resp. deren Änderung an der Grenze zwischen dem Protoplasma und dem anstossenden Medium die bewegende Energie erzeugen. Eine locale Herabminderung der Oberflächenspannung würde also — um ein einfaches Beispiel zu wählen — eine Hervorwölbung des bezüglichen Flächenstückes erzielen, bis mit dem verminderten Krümmungsradius wiederum ein Gleichgewichtszustand bezüglich des Capillardrucks erreicht ist. Sollte solches zutreffen, so würde doch jedenfalls die Ursache der Spannungsänderungen in der Contactfläche des Protoplasmas, nicht in dem anstossenden Medium zu suchen sein. Denn abgesehen davon, dass die Ausgestaltungen im Allgemeinen mit Sistirung der Lebensthätigkeit mehr oder weniger erlöschen, fährt ein Plasmodium in Luft oder in Wasser in seiner amöboiden Thätigkeit fort, wenn auch beide Medien bei schnellem Wechsel offenbar in annähernd constanter Beschaffenheit an der Berührungsfläche erhalten werden. Gleiches ist aber sicher auch für die Cilien der Schwärmzellen der Fall, welche für sich in Bewegung sind und mit der ganzen Schwärmzelle ausserdem schnell den Ort wechseln. Auch im Zellsaft sorgt eine strömende Bewegung

durch Mischung offenbar für schnelle Ausgleichung aller localen Differenzen in der Zusammensetzung dieses Mediums.

Die Ausgestaltung der Plasmodien kann aber nicht durch solche Oberflächenspannung erklärt werden und für jene trifft zudem die Voraussetzung der genannten Autoren nicht zu, nach der auch diese Körper durchweg zähflüssig sein sollen. Bei der immerhin nennenswerthen Cohäsion dürfte aber kaum direct durch Oberflächenspannung eine genügende Energie entwickelt werden, um z. B. die kleinen Pseudopodien herauszumodeln, die auch aus völlig ruhendem Plasma (ohne jede Mitwirkung der Plasmaströmung) entstehen können, und die zugleich einen Beleg für eine ansehnliche Gestaltungskraft damit geben, dass sie gelegentlich Fremdkörper vor sich herschieben, welche ihr eigenes Volumen übertreffen.

Ausserdem aber sind in dem Übergang zwischen zähflüssigem und festerem Aggregatzustand innere Umgestaltungen gekennzeichnet, welche auch fern von der Oberfläche und also unabhängig von einer Oberflächenspannung sich abspielen. Sind aber solche Wechselzustände in der nicht strömenden Plasmaschicht Thatsache, so mögen wohl auch Imbibitionen oder andere Vorgänge in freilich noch nicht ermittelter Weise zu localer Hervortreibung von Pseudopodien führen können. Ferner ist wohl verständlich, wie in solchem Wechsel eine Steigerung oder Verminderung des von der ruhenden Hülle gegen das strömende Plasma geübten Centraldrucks ausgeübt werden kann und vielleicht findet in einem entsprechenden Antagonismus dieses Wechsels die abwechselnd hin und her wogende Plasmaströmung des Plasmodiums ihre Erklärung[1]).

Auf die Vorbringung anderer Gründe, die ebenfalls die Oberflächenspannung als bewegende Ursache in den Plasmodien unwahrscheinlich machen, darf ich hier verzichten, da dieselben ebenfalls nicht unbedingt beweisend sind. Auch ist ja die Cohäsion der Hautschicht des Plasmodiums nicht genügend bekannt, um genauer die zu den Gestaltungen nöthige Deformationsenergie berechnen zu können. Zudem könnte man schliesslich, freilich ohne Beweis,

1) Man kann denn auch wohl von Contractilität sprechen, wenn man sich bewusst bleibt, dass damit allein Dimensionsänderungen als eine complexe Grösse eingeführt werden. Vgl. z. B. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 192.

locale Oberflächenspannung von beliebig hohem Werthe zu Felde führen, da der von der Qualität der Hautschicht abhängige Factor nicht bestimmbar ist. Und weil von diesem Factor die Variationen abhängen müssen, sind auch Versuche nicht entscheidend, aus denen hervorgeht, dass selbst ansehnliche locale Differenzen in der Zusammensetzung der angrenzenden Lösung keinen besonderen Einfluss auf die besagten Gestaltungsvorgänge des Plasmodiums ausüben, die sich ferner in ähnlicher Weise ebenso in Wasser, wie in Luft abspielen.

Weiter ist hier z. B. der Cilien an Schwärmzellen zu gedenken, die, wie schon gezeigt wurde (p. 265), keine Flüssigkeit sein können, und ebenso wie die Pseudopodien der Myxomyceten sicher nicht durch verminderte Oberflächenspannung entstehen, aber trotz erheblicher Consistenz vermöge des Cohäsionswechsels wieder in das Cytoplasma eingezogen werden können. Die Ausgestaltungen an der schon recht festen Haut der Euglenen oder Infusorien wird aber wohl Niemand als mechanische Producte der Oberflächenspannung zu erklären versuchen.

In dem Streben nach der zähflüssigen Medien zukommenden Gleichgewichtsfigur, wie es die von Zellhaut umhüllten Protoplasten besitzen, ist die Oberflächenspannung jedenfalls wesentlich betheiligt. So ist umgekehrt möglich, dass in diesen Protoplasten locale Spannungsdifferenzen entsprechende Gestaltungen hervorrufen; wie weit dieses aber in Wirklichkeit zutrifft ist empirisch zu ermitteln und kann nicht durch ein einfaches Raisonnement erledigt werden, wie es bisher allein versucht wurde. Denn jede beliebige mechanische Leistung kann in Antagonismus mit den Spannungsbestrebungen entsprechende Deformationen erzielen und öfters wird dieses, wie evident in dem schon angeführten Falle von Vallisneria (p. 270), durch die Bewegungskräfte erreicht, deren Ursprung zunächst noch unbekannt ist[1].

Bisher ist nicht einmal die in methodischer Hinsicht leichter zugängliche Frage in Angriff genommen worden, ob die Oberflächenspannung in der Grenzfläche des Protoplasten mit der Qualität des anstossenden Mediums erheblich verändert wird. Da ich in dieser Hinsicht nur beiläufige Erfahrungen

---

1) Auf die Gestaltungen im lebendigen Protoplasten habe ich hier nicht weiter einzugehen. Vgl. z. B. Hanstein, Botanische Abhandl. 1880, Bd. IV, Heft 2, p. 5; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 105.

besitze, begnüge ich mich auf einige dieser hinzuweisen, welche gegen eine sehr ansehnliche Variation der Oberflächenspannung unter den besagten Bedingungen sprechen. In schwach plasmolysirten Haaren von Heracleum sibiricum, deren Cuticula schwer permeabel ist, war es nach Kappung des Haares möglich, durch die Öffnung Ammoncarbonatlösung zunächst gegen die abschliessende Kuppe des Protoplasmas wirken zu lassen oder auch an diese Kuppe einen Gypskrystall anzuschwemmen, der bei dauerndem Wechsel des Aussenmediums sich allmählich löste. In beiden Fällen wurde aber die Oberflächenspannung jedenfalls nicht wesentlich modificirt, da sich Krümmung und Gestalt der Kuppe nicht merklich änderte. Vermöge der schwierigen Durchlässigkeit der Cuticula dringen ferner Ammoncarbonat, Wasserstoffsuperoxyd u. s. w. in den durchschnittenen Staubfadenhaaren von Tradescantia zunächst oder sogar fast allein einseitig, von der freigelegten Querwand aus, in die Zelle[1]. So kommen die anstossende Hautschicht, und bei Diosmose das angrenzende Protoplasma einschliesslich der Vacuolenhaut, zunächst und bis zur Erreichung des Gleichgewichts vorwiegend mit dem eindringenden Stoffe in Berührung. Dennoch war in der Gestaltung des Protoplasmakörpers gegen den Zellsaft hin nichts zu bemerken, was auf eine dieserhalb veränderte Oberflächenspannung bei Anwendung der beiden oben genannten Körper deutete. Dasselbe Resultat wurde erhalten, als zuvor die Bewegung durch Chloroformwasser sistirt worden war, der Protoplast also bis zu einem gewissen Grade einen stationären Zustand angenommen hatte. Die Erhaltung dieses stationären Zustandes, oder richtiger das ausgesprochene Streben nach der zähflüssigen Medien zukommenden Gleichgewichtsfigur, spricht auch nicht gerade für eine durch den Stoffwechsel der Protoplasten veranlasste Oberflächenspannung als Ursache von besonderen Gestaltungen. Denn während des Chloroformirens dauert die Athmung[2] ungeschwächt fort und mit Entziehung des Sauerstoffs ist der Stoffwechsel in der intramolekularen Athmung[3] in neue Bahnen gelenkt. Auch für Plasmodien wurden ähnliche Erfahrungen gewonnen, auf deren Ausführung ich hier verzichten darf.

Sachgemäss habe ich nur die Ausgestaltungen mit Rücksicht auf die aufzuwendende Energie behandelt und diese wird natürlich nicht durch die Oberflächenspannung geleistet, wenn letztere nur als auslösende Ursache wirksam sein sollte. Eine solche Reizwirkung ist bei entsprechender Sensibilität des

1) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 140 Anmerkung; Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 391.

2) Elfving, Einwirkung von Äther und Chloroform auf Pflanzen 1886, p. 2. Öfversigt of Finska Vetensk. (Separ. aus Soc. Förh. Bd. XXVIII.) Theilweise wurde durch diese Anästhetica eine gewisse Erhöhung der Athmung erweckt.

2) Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 360; Palladin, Berichte d. botan. Gesellschaft 1887, p. 102; 1888, p. 270, 296.

Organismus selbst durch minimale mechanische Leistung möglich, doch ist freilich bis dahin noch keine Reizung durch Oberflächenspannung sicher gestellt. Ob speciell in chemotactischen und chemotropischen Bewegungen eine solche auslösende Ursache zu Grunde liegt, ist mindestens unwahrscheinlich, da keineswegs allgemein ein Erfolg da eintritt, wo eine Differenz der Oberflächenspannung zu erwarten ist[1]). Berthold[2]), welcher die mechanische Ausführung der Gestaltung auf Oberflächenspannungen schiebt, ist darin nicht consequent, dass er gelegentlich wieder von der Oberflächenspannung als Reiz spricht[3]) und damit eigentlich eine andere Energiequelle als Betriebskraft fordert. Übrigens hat Berthold[4]) als Bewegungsursachen der schwingenden Wimpern auch Imbibitionsverhältnisse angenommen.

Quincke[5]), der ebenfalls, aber nur auf Grund rein physikalischer Erfahrungen, für die Ausgestaltung von Amöben und anderen Protoplasten die Oberflächenspannung als mechanische Ursache fordert, hat seine Vorstellungen speciell an die Annahme einer den Protoplasten umkleidenden Ölhaut gekettet, die thatsächlich nicht vorhanden ist (p. 246).

Die Ausgestaltungen der Protoplasten stehen auch in Verbindung mit den Orts- und Strömungsbewegungen, bezüglich derer hier ebenfalls nur einige Bemerkungen mit Rücksicht auf die Oberflächenspannung gemacht werden sollen.

Da die Ortsveränderungen der Plasmodien von den amöboiden Gestaltungen abhängen, so sind auch jene aus den schon besprochenen Gründen sicher nicht durch die physikalische Oberflächenspannung zwischen Hautschicht und umgebendem Medium direct erzielt, wie Berthold und Quincke ebenfalls annehmen. In Verband mit diesen Bewegungen spielt sich im Plasmodium die bekannte hin und her gehende Protoplasmaströmung ab, welche anscheinend durch den antagonistischen Wechsel von Zunahme und Abnahme des Druckes resp. der Widerstände abhängt, welche das relativ feste Protoplasma auf das umschlossene zähflüssige Protoplasma ausübt[6]), wenn auch noch nicht sicher erwiesen ist, ob dieses letztere nur passiv bewegt wird[7]).

---

1) Vgl. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 129. — Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut in Tübingen 1888, Bd. II, p. 653.

2) L. c., p. 85 ff.

3) Z. B. l. c., p. 96, 129.

4) L. c., p. 107.

5) Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F. Bd. 35, p. 639. Auch p. 627 ff.

6) Vgl. z. B. de Bary, Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 48; Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 187. Die chemotropischen Bewegungen sind offenbar nur als Reizerfolge aufzufassen. Intensivere Wirkungen von Kaliumcarbonat berechtigen ebenso wie locale Verletzungen zu keinen Schlüssen bezüglich der physikalischen Oberflächenspannung.

7) Berthold (l. c., p. 113) hat schon darauf hingewiesen, dass sich bei Amöben das Aussenmedium in Ruhe befindet und die Innenbewegung deshalb

Die Protoplasmaströmungen in hautumkleideten Zellen sind noch nicht causal aufgehellt und kritische zielbewusste Untersuchungen wurden in dieser Hinsicht noch nicht durchgeführt. Da aber das Zustandekommen dieser Bewegungen, ohne mit Thatsachen in Widerspruch zu treten, eine mechanisch verschiedene Erklärung zulässt, so muss dahin gestellt bleiben, welche oder ob überhaupt eine der bisher ausgesprochenen Hypothesen (die übrigens sich noch vermehren liessen) der Wahrheit entspricht. So ist naturgemäss auch nicht zu beurtheilen, ob und in wie weit etwa eine causale Übereinstimmung mit der Strömung im Plasmodium besteht, ob also etwa eine periodisch wiederkehrende und entsprechend fortschreitende Druckwirkung (z. B. von der Vacuolenhaut direct oder indirect ausgehend) die nächste mechanische Ursache der Protoplasmaströmungen abgibt.

Bei dieser Sachlage berühre ich diese Frage hier nur, um hervorzuheben, dass ebenso die versuchte Erklärung der Plasmaströmung aus Oberflächenspannung nur eine Hypothese ist, die bisher auch nicht durch annehmbare Gründe wahrscheinlicher als irgend eine andere Hypothese gemacht wurde. Doch ist es als ein Verdienst Berthold's anzuerkennen, auf die Oberflächenspannung und die damit verknüpften Ausbreitungserscheinungen als Vorgänge hingewiesen zu haben, durch welche thatsächlich in mechanischer Hinsicht Protoplasmaströmung erreichbar erscheint. Der Hauptsache nach sieht Berthold [1]) in ununterbrochen thätigem Stoffwechsel die Ursache, um an der Grenze zwischen Protoplasma und Zellsaft Spannungsdifferenzen und mit diesen die bewegende Kraft zu erzeugen. Die Erzielung dieser durch Oberflächenspannung und Ausbreitungserscheinungen ist auch bei Quincke vorausgesetzt, der aber den Schauplatz in die Hautschicht ver-

---

nicht auf gleicher Mechanik wie in einem Emulsionstropfen beruhen könne. Bei den Plasmodien nehmen, wie dargethan wurde, sogar recht ansehnliche peripherische Plasmalagen nicht an der Strömung theil. — Vgl. dagegen Bütschli, Über die Structur d. Protoplasmas, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins zu Heidelberg 1889, p. 10 d. Separatabzugs. — Beiläufig sei hier auf Versuche hingewiesen, in denen ich Plasmodien bei 29—30 ° C. in 5- oder 10procentige Gelatine einbettete. Mit dem Erstarren der Gelatine war dann die amöboide Ausgestaltung auf ein Minimum eingeengt und damit war auch die hin- und hergehende Plasmaströmung ansehnlich oder ganz reducirt. Analog war das Resultat, als ich in solcher Weise ein Plasmodium von Chondrioderma einbettete, das zu einem in sich geschlossenen Ring erzogen worden war. Wie vor der Einbettung bestand die Plasmaströmung in einer hin- und hergehenden stark reducirten Strömung, es kam also unter diesen Umständen nicht zu einer dauernd gleichförmig gerichteten Rotationsströmung. Leider beginnen die in Gelatine eingebetteten Plasmodien, auch wenn für genügende Sauerstoffzufuhr gesorgt ist, bald in einzelne Theile zu zerfallen.

1) Protoplasmamechanik 1886, p. 116.

legt und den Vorgang an einen bestimmten Process kettet[1]. Dem Wesen nach soll in der Ölhaut, welche Quincke als peripherische Umkleidung des Protoplasten voraussetzt, unter Zutritt von Sauerstoff eine Vereinigung von Eiweiss und Öl entstehen und durch Ausbreitung dieser wieder zerlegbaren Eiweissseife die Protoplasmaströmung erzielt werden.

Während die Auffassung Berthold's mit bekannten Thatsachen vereinbar ist, gilt dieses nicht für die specielle Ansicht Quincke's. Schon mit Rücksicht auf die Ruhe der Hautschicht, nöthigenfalls auch noch des angrenzenden Plasmas (p. 269) kann die bewegende Ursache nicht wohl in die Aussenfläche des Protoplasten verlegt werden[2]. Auch ist schon erwähnt (p. 275), dass durch Chloroform, bei voller Fortdauer der Athmungsthätigkeit und bei Bewahrung der zähflüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas, in diesem die Strömung zum Stillstand kommt. Ebenso sistirt sehr verdünntes Ammoniak ohne Schädigung des Organismus die Protoplasmaströmung. Andererseits ist diese nicht durch Unterhaltung inhomogener Lösung um das Protoplasma hervorzurufen, wie schon bezüglich chloroformirter Objecte mitgetheilt wurde. Auch konnte in dem normal nicht bewegten Protoplasma der Haare von Coleus und der Wurzelhaare von Azolla durch locale Differenzen in der umgebenden Flüssigkeit Strömung nicht erzielt werden, ebensowenig in ausgetretenen Protoplasmamassen von Vaucheria, die in Zuckerlösung einseitig mit Eiweisslösung oder auch mit Öltröpfchen in Berührung gebracht wurden. Ferner sei daran erinnert, dass z. B. das normal ruhende Protoplasma in den Blättern von Elodea canadensis durch Verletzungen des Blattes oder auch nur benachbarter Stengeltheile in Bewegung gesetzt wird[3], obgleich in Athmungsthätigkeit und anderen Bedingungen keine Änderungen vor sich gingen.

Die Plasmaströmung ist also kein so ganz einfaches physikalisches Phänomen, sondern ein Vorgang, der in noch unerkannter Weise mit gewissen

---

1) Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F., Bd. 35, p. 627 ff.

2) Vgl. dazu auch Nägeli und Schwendener, Mikroskop II. Aufl. 1877, p. 393. — Ich bemerke dazu, dass während der Strömung, abgesehen von Kohlensäure, irgend ein Stoff nicht aus dem Protoplasma ausgegeben werden muss.

3) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 392. Thatsächlich kommt in vielen Fällen die Plasmaströmung erst als Folge von Verletzungen (auch noch durch andere Ursachen) zu stande. Die Strömung hat in intacten Wurzeln, Stengeln u. s. w. nicht die Verbreitung, welche de Vries annahm, der nach den Beobachtungen an Schnitten urtheilte. Demgemäss bildet diese Strömung überhaupt nur ein durchaus nicht allgemeines Hülfsmittel in der Stoffwanderung (vgl. hierüber Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 314). — Thatsachen bringt die inzwischen erschienene Dissertation von Ida A. Keller (Über Protoplasmaströmung, Zürich 1890), in welcher freilich aus den Beobachtungen nicht zu billigende Schlüsse gezogen sind.

Thätigkeiten des Organismus verkettet ist[1]. Übrigens hat Quincke seine Meinung, ohne annehmbare Gründe aus den Erfahrungen am Organismus abzuleiten, nur auf seine physikalischen Erfahrungen gebaut und auf diese hin auch ungerechtfertigter Weise eine peripherische Ölschicht für den Protoplasten gefordert (p. 246). So gut aber, wie durch Oberflächenspannung kann auch durch elektrische Kräfte Bewegung erzielt werden und so könnte man auf Grund physikalischer Erfahrungen mit gleichem Rechte elektrische Wirkungen als Ursache der Plasmaströmungen fordern[2]. Die wahre Ursache wird aber nur aus dem Studium des lebenden Objectes selbst herauszulesen sein und mit Rücksicht auf die auch in Betracht zu ziehenden Bewegungen durch Oberflächenspannungen muss die Physiologie dem Physiker Quincke dafür dankbar sein, dass er wesentlich zur Aufhellung dieser physikalischen Phänomene beitrug.

VI. Allgemeine Bedingungen für Aufnahme und Speicherung von Körpern.

Zu den wesentlichen Functionen der Plasmahaut gehört die Regelung des Stoffaustausches. Damit im Zusammenhang steht dann ferner die Zurückhaltung und räumliche Trennung von Stoffen in dem Protoplasma und der Vacuolenflüssigkeit, sowie die Gesammtheit der Erscheinungen und Erfolge, welche durch diese wichtigen Verhältnisse ermöglicht und erzielt werden[3]. Ein allseitiges Eingehen auf diese Verhältnisse ist indess hier nicht beabsichtigt und in Folgendem sollen Diosmose, Stoffanhäufung und osmotische Leistung auch nur in soweit berührt werden, als es sich um die allgemeinen Fundamente dieser Processe handelt. Die Erfahrung, dass ein klares Verständniss der Fundamente öfters vermisst wird, veranlasst mich zu dieser Zusammenfassung, die wesentlich auf früheren Publicationen basirt, jedoch auch einige Erweiterungen zu geben vermag.

Bezüglich der Aufnahme und Anhäufung der Stoffe gelten auch

1) Des Zellkerns bedarf es indess für die Strömung nicht. Diese dauert auch in den plasmolytisch gänzlich separirten kernlosen Protoplasmamassen (z. B. in den Haaren von Heracleum sibiricum und Trianea bogotensis) noch längere Zeit fort.

2) Vgl. z. B. Velten, Flora 1873, p. 122; Nägeli und Schwendener, Mikroskop II. Aufl., p. 395.

3) Vgl. u. a. auch Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 83.

heute die früher entwickelten allgemeinen Grundzüge[1]), welche durch meine Versuche mit Anilinfarben[2]) insbesondere eine bessere empirische Begründung erfuhren. Auf diese letztgenannte, sowie die früheren Arbeiten muss also ein für allemal verwiesen werden.

Das Verhältniss des Protoplasten zur Zellhaut, die hier immer in einer für Wasser leicht permeablen Qualität angenommen wird, können wir als bekannt voraussetzen. Auch genügt es daran zu erinnern, dass ein Körper, um von aussen bis in die Vacuolenflüssigkeit zu gelangen, resp. in umgekehrter Richtung sich zu bewegen, Hautschicht und Vacuolenhaut zu durchwandern hat. Dass diese von Wasser imbibirten Plasmahäute diosmotisch massgebend sind und innerhalb des Protoplasmas ein eintretender Körper sich verbreitet, wurde schon in dieser Abhandlung (p. 238) dargelegt. Ebenso ist gezeigt, wie neben gelösten und ungelösten (festen oder flüssigen) Stoffen auch Vacuolen von dem Protoplasma aufgenommen oder ausgestossen werden können[3]).

Wie in jedem Falle hat die exacte Forschung nach Erkenntniss der statischen, d. h. rein physikalisch-chemischen Eigenschaften der Plasmahaut zu trachten, um aus diesen und den in der vitalen Thätigkeit hinzutretenden Factoren die im Leben erzielten Thätigkeiten und Leistungen causal aufhellen zu können. Es ist eben die Plasmahaut, wie ich wiederholt in früheren Publicationen nachdrücklichst betonte, ein selbst lebendes Organ, das im Dienste des lebendigen Organismus und in Wechselwirkung mit diesem, sei es durch Änderung der eigenen Qualität, sei es durch anderweitige Einflüsse und Combinationen, Leistungen zu vollbringen vermag, zu welchen der statische Zustand allein nicht befähigt. Die Berechtigung solches zielbewussten Strebens wird aber damit natürlich nicht beeinträchtigt, dass die Erkennung der rein statischen Eigenschaften besondere Schwierigkeiten bietet und man selbst bezüglich der isolirten, plastischen Plasmahaut[4]) nicht sicher weiss, ob nicht, wie z. B. auch am

---

1) Pfeffer, Physiologie I, p. 43—66; Osmotische Untersuchungen 1877, p. 154 ff. Bezüglich der Gase vgl. Physiol. I, p. 85.

2) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 299 ff.

3) Vgl. z. B. vorige Abhandlung p. 181.

4) Wir haben auch hier immer nur die plastisch bildsame, nicht die durch Erstarren molekular verwandelte Plasmahaut im Auge. Vgl. p. 239.

ausgeschnittenen Muskel, vitale Einzelfunctionen die Separation überdauerten.

In der wasserdurchtränkten Plasmahaut müssen, ebenso gut wie z. B. in einer künstlichen Niederschlagsmembran, die intermicellaren Räume einen geringen Durchmesser haben, da vielfach Molekeln von relativ geringer Grösse keinen Durchtritt finden. Letzterer hängt indess durchaus nicht allein von der Molekulargrösse ab, da bei Ansehnlichkeit dieser, wie z. B. bei manchen Anilinfarben, doch diosmotische Aufnahme möglich ist. Dieses rein physikalische Resultat ist wohl verständlich, da das Eindringen in eine Haut auch von der wechselseitigen Anziehung zwischen der Substanz dieser und dem gelösten Körper abhängt. Es gilt das übrigens ebenso für eine Ölschicht, welche zwei Wassermassen trennt und natürlich nur den im Öl löslichen Stoffen Diosmose gestattet. Auch lehrt die Durchpressung fester Partikel, dass selbst Körper von relativ ansehnlicher Grösse die Plasmahaut passiren können, ohne dass damit für gelöste Stoffe ein Weg geöffnet wird, denn die Plasmahaut schliesst hinter einem solchen Körper etwa ebenso zusammen, wie es eine Ölschicht oder eine Kautschuklamelle thut, durch welche man eine Nadel führt. Zu solchem Durchpressen ist natürlich eine äussere Arbeitsleistung nothwendig, während bei diosmotischem Durchwandern einer Haut und ebenso einer Ölschicht die bewegende Energie aus wechselseitiger molekularer Anziehung entstammt. Die trennende Haut verhält sich also gegenüber verschiedenen gelösten Stoffen gleichsam wie ein Sieb ungleicher Maschenweite. Doch ist die gegenseitige Anziehung der die Haut aufbauenden Partikel, sowie die damit zusammenhängende Grösse der intermicellaren Räume, ein in den diosmotischen Vorgängen wesentlich mitspielender Factor. Immer aber hängen Eindringen in die Haut und ebenso osmotische Leistungen von Molekularkräften ab, deren Bereich sich nur auf minimale Entfernungen erstreckt und directe Fernewirkungen des inneren Protoplasmas können also z. B. für diosmotische Aufnahme von aussen nicht entscheidend sein.

Eine völlige causale Aufhellung der diosmotischen Thatsachen ist indess selbst in rein physikalischer Hinsicht zur Zeit nicht wohl möglich. Es ist dieses schon dadurch bedingt, dass die Plasmahaut, deren Entstehung sogar von dem anstossenden Medium abhängig ist,

mit der Qualität der wässerigen Lösungen ihre Eigenschaften in gewissen Grenzen ändern dürfte (vgl. p. 248). Ferner ist u. a. nicht abzusehen, ob und in wie weit in den diosmotischen Vorgängen besondere Verhältnisse eine Rolle mitspielen. Ich erinnere z. B. an die Dissociation gelöster Stoffe und an Zertrümmerungen und Umsetzungen, die sich möglicherweise als Folge von Wechselwirkungen an und in der Plasmahaut (oder einer anderen trennenden Haut) abspielen könnten.

In dem lebensthätigen Organismus gestalten sich die Verhältnisse unendlich complicirter, da neue und uncontrolirbare Momente hinzutreten. So dürfte z. B. die Plasmahaut resp. der ganze Protoplast, abgesehen von specifischen Eigenheiten, mit zeitlicher Entwicklung oder mit der jeweiligen Thätigkeit in seinen Eigenschaften sich ändern und in dieser Hinsicht kann natürlich ein von dem Aussenmedium (das jetzt nicht allein in rein physikalischem Sinne ins Auge zu fassen ist) ausgehender Reiz unter Umständen mitspielen. Ferner ist ein Körper innerhalb des Protoplasmas besonderen Einflüssen ausgesetzt und solche mögen wohl gelegentlich z. B. durch Secrete, oder durch Bewegungszustände in den Vacuolen oder in dem Aussenmedium in einer für die Diosmose entscheidenden Weise in Betracht kommen. Dann ist weiter in den Bewegungszuständen und in der Energie des lebendigen Protoplasten überhaupt eine Arbeitskraft geboten, die in verschiedener Weise in den Stoffaustausch eingreifen kann.

Diese allgemeinen Andeutungen sollen nachdrücklich daran erinnern, dass die Erfolge lebendiger Organismen den verschiedensten nicht durchsichtigen Combinationen entspringen können und man sich hüten muss, ohne allseitige Abwägung für einen bestimmten Vorgang eine einzelne gerade zur Verfügung stehende Erklärung zu fordern. In der vollen Aufhellung dieser mannigfachen Vorgänge des Stoffaustausches der lebendigen Zelle bietet sich ein sehr ausgedehntes Arbeitsfeld, auf dem sicher nur stufenweise und allmählich die wirkliche Lösung erreicht werden wird. Auf einige Fälle, in denen (abgesehen von auffälligen Stoffmetamorphosen) durch die Lebensthätigkeit besondere Leistungen, eventuell in selbstregulatorischer Weise vollbracht werden, habe ich bei früherer Gelegenheit[1])

---

1) Namentlich in Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 305.

hingewiesen. Dabei wurde auch hervorgehoben, dass bestimmte andere Stoffe jederzeit ihren Weg in die Zelle finden und diese keineswegs die allgemeine Fähigkeit hat, unnöthige oder schädliche Stoffe während der lebendigen Thätigkeit von der Aufnahme auszuschliessen.

Früher deutete ich auch allgemein an, dass durch die Bewegungen im lebenden Protoplasten aufnehmende oder ausgebende Thätigkeiten entwickelt werden können, doch hat augenscheinlich dieser Punkt wenig Verständniss gefunden und so dürften einige erklärende Bemerkungen am Platze sein.

Eine Beförderung durch die Bewegungsthätigkeit wird in der Aufnahme oder Ausgabe ungelöster fester oder flüssiger Partikel direct vor Augen geführt. Ferner werden mit Ausstossung des Vacuoleninhalts die in diesem gelösten Stoffe in den Zellsaft oder in die Aussenflüssigkeit gelangen[1]). Letzteres ist freilich bisher nur für die Plasmodien, nicht aber für die Protoplaste in Zellhäuten direct beobachtet worden. Mit der Neubildung der Vacuolen mögen auch wohl solche Stoffe in diese eingeschlossen werden und so transportfähig sein, welche durch die Plasmahaut nicht diosmiren. Ferner werden vom Zellsaft kleine Vacuolen abgeschnitten und sofern diese nach aussen entleert würden, könnte ein Transport aus der Zelle auf diesem Wege erreicht werden. Für Plasmodien hörten wir ausserdem, dass gelegentlich die Aussenflüssigkeit umwallt und als Vacuole in das Protoplasma geführt wird (p. 196).

Vermöge des Austausches der den Protoplasten aufbauenden Micellen oder Micellcomplexe zwischen Plasmahaut und umschlossenem Cytoplasma (p. 234) könnte auch auf verschiedene Weise ein Transport gelöster nicht diosmirender Stoffe erreicht werden, z. B. indem ein solcher Körper durch physikalische oder chemische Bindung an die Micellen gekettet und mit diesen von der Peripherie in das Innere oder umgekehrt befördert wird. In beiden Fällen kommt das wandernde Cytoplasmatheilchen in neue Bedingungen und mit diesen ist wiederum die Lösung der bezeichneten Verkettung denkbar. Insofern es sich hierbei um gelöste Stoffe handelt, kann man immerhin noch von Diosmose sprechen, wenn auch die Bewegungsthätigkeit

1) Vgl. die vorige Abhandlung p. 159.

der Plasmamicellen Bedingung für den Durchgang ist. Doch ist leicht einzusehen, wie bei solchem Modus die Grenze zwischen Diosmose und Aufnahme ungelöster Partikel unsicher wird.

Ob und in wie weit und in welchen besonderen Formen und Combinationen die im Princip angedeuteten Modalitäten in concreten Fällen wirklich eine Rolle spielen, das muss, wie gesagt, dahin gestellt bleiben. Diese Fragen sind auch nicht einmal für den Austausch ungelöster Theile und den Austausch durch Vacuolen zureichend ermittelt worden[1]).

In richtiger Erwägung der besagten Verhältnisse ist leicht einzusehen, dass auch eine einseitige Beförderung eines Stoffes möglich ist, ohne dass merkliche chemische Metamorphosen die entgegengesetzte Bewegung desselben hindern müssen. Dieses ist selbstverständlich, sobald Aufnahme oder Ausgabe durch die Bewegungsenergie des Protoplasmas besorgt wird, doch muss ein solches Resultat auch in anderer Weise erreichbar erscheinen. Denn die Aufnahme wird eventuell nur durch die besonderen Wechselwirkungen an der Plasmahaut erreicht, die selbst, wie auch der Complex der aus dem anstossenden Medium entspringenden Factoren, an der dem Protoplasma zugewandten Seite andere Bedingungen bietet, als an der nach den Vacuolen oder nach dem Aussenmedium gekehrten Fläche. Bei entsprechender Constellation könnte also z. B. ein Körper bis in das Protoplasma oder auch bis in den Zellsaft gelangen, ohne dass er umgekehrt zu wandern vermöchte[2]).

Die statischen wie die veränderlichen Eigenschaften müssen aber in der lebenden Zelle für Hautschicht und Vacuolenhaut nicht übereinstimmend ausfallen, und so ist denkbar, dass die beiden Plasmahäute bezüglich der diosmotischen oder der mechanischen Beförderung

---

1) Möglicherweise spielen die pulsirenden und andere sich nach aussen entleerende Vacuolen in dem Plasmodium eine Rolle im Stoffaustausch. Solche Vermuthungen sind übrigens für andere Organismen, sei es mit Bezug auf die Ernährung im Allgemeinen oder mit alleiniger Berücksichtigung der Athmung schon mehrfach ausgesprochen worden.

2) Die Möglichkeit einer einseitigen Durchlässigkeit wurde schon von Nägeli (Pflanzenphysiol. Untersuchungen 1855, p. 30) ins Auge gefasst. Doch ist deshalb nicht gerade nöthig, dass dieser Erfolg durch ventilartige Einrichtungen erreicht wird. Vgl. auch Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 160.

sich verschieden verhalten und z. B. eine einseitige Durchlässigkeit nicht beide zugleich betrifft. Möglich ist ferner, dass irgend eine Plasmahaut nur an begrenzten Flächenstücken besondere Eigenschaften oder Thätigkeiten entwickelt und vielleicht spielen solche Verhältnisse an bestimmten Contactflächen, wie z. B. in dem Stoffaustausch aneinanderstossender Zellen eine Rolle[1]. Nicht zu vergessen ist aber, dass bei noch so weitgehenden speciellen Eigenheiten anderen Stoffen der diosmotische Ein- und Austritt in gewöhnlicher physikalischer Weise offen stehen kann und für die Anilinfarben scheint dieses zuzutreffen.

Die Thatsache der Ernährung war immer ein Beweis für erfolgte Aufnahme verschiedener Stoffe, doch hat sich erst in jüngeren Jahren die Zahl der Körper vermehrt, deren Austausch direct verfolgt wurde[2]. Ich erinnere an die verschiedenen Anilinfarben[3], ferner u. a. an Glycerin[4], Kaliumnitrat[5], Chlornatrium[6], Harnstoff[7], Wasserstoffsuperoxyd[8]. Für das Plasmodium wurde in dieser Abhandlung (p. 220) auch diosmotischer Austritt für Calciumsulfat und Asparagin nachgewiesen. Das Plasmodium scheint relativ leicht durchlässig zu sein, doch geht specifisch ungleiche Permeabilität auch aus den Erfahrungen an anderen Pflanzen hervor.

---

1) Vgl. auch Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 313.

2) Vgl. in historischer Hinsicht PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 45.

3) PFEFFER, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen, l. c., p. 179. In historischer Hinsicht (vgl. l. c., p. 269) wurde mir erst vor kurzem bekannt, dass CORNU und MER (Extrait du congrès international de botanique et d'horticulture 1878) die Aufnahme verschiedener Anilinfarben in lebende Zellen an der Färbung des Protoplasmas erkannten. Weitere Schlüsse bezüglich Stoffaufnahme u. s. w. haben indess diese Forscher aus diesen Thatsachen nicht gezogen und da sie in einem Referate der Arbeit (Compt. rendus 1878, Bd. 87, p. 303) nur das Aufsteigen der Farben in der Zellwand behandeln, haben sie augenscheinlich auf die beobachtete Aufnahme gewisser Farben in die lebenden Zellen keinen besonderen Werth gelegt. — Die Aufnahme in Infusorien erfolgt auch durch die Mundöffnung, erstreckt sich demgemäss auf alle beliebigen Farbstoffe und ist nicht unmittelbar und unbedingt dasselbe, wie die Aufnahme löslicher Farbstoffe in den geschlossenen Protoplasten.

4) KLEBS, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1888, Bd. II, p. 540, DE VRIES, Bot. Zeitung 1888, p. 229.

5) Vgl. WIELER, Ber. d. bot. Gesellschaft 1887, Bd. V, p. 375.

6) JANSE, Mededeelingen d. Kon. Akad. v. Wetenschappen Amsterdam 1888, p. 332.

7) DE VRIES, Botan. Zeitung 1889, p. 309.

8) PFEFFER, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889.

Ein Eingehen auf die nackten Thatsachen ist hier nicht geboten. In causaler Hinsicht lehrten meine Versuche bezüglich der Aufnahme und Nichtaufnahme von Anilinfarben Unabhängigkeit von vitalen Functionen[1]. Auch scheinen nach Versuchen, die allerdings kleinere Differenzen nicht leicht erkennen lassen, die anderen in Untersuchung gezogenen Körper gegenüber dem ganzen Protoplasten und der isolirten Vacuolenhaut gleiches Resultat zu ergeben[2]. Soweit es sich in den Experimenten um Anwendung plasmolysirender Lösung handelt, ist bisher nicht verfolgt, ob etwa Aufnahme oder Nichtaufnahme als Function der Concentration geregelt wird[3].

Dass für die ja mögliche einseitige Durchlässigkeit noch keine sicheren Belege vorliegen, wird aus dem Folgenden hervorgehen.

Sobald in irgend einer Weise die Bedingungen für Aufnahme eines Körpers geschaffen sind, wird dieser so lange eintreten, als die bedingenden Ursachen es ermöglichen[4]. Bei einem rein diosmotischen Vorgang, also sofern ein einseitiges Beförderungsmittel nicht im Spiele ist, hört der Eintritt natürlich auf, sobald mit Erreichung gleicher Concentration zu beiden Seiten der Membran der Gleichgewichtszustand eingetreten ist. Wird aber dieser irgendwie gestört, so muss nothwendig die diosmotische Einwanderung fortdauern, und sofern die entstehenden Verbindungen oder Producte nicht exosmotisch entfernt werden, ist eine Anhäufung in der Zelle die nothwendige Folge. Dagegen ist ohne irgend eine Metamorphose eine Anhäufung dann möglich, wenn in irgend einer Weise für nur einseitige Beförderung eines Stoffes gesorgt ist. Selbstverständlich gelten diese allgemeinen Grundzüge ebenso für die Entfernung eines gespeicherten Stoffes aus der Zelle oder für irgend einen anderen Platzwechsel.

---

1) Pfeffer, l. c., p. 282.

2) Vgl. die Untersuchungen von de Vries und von Janse. Nach Wieler (l. c., p. 380) scheinen Zellen im Gewebeverbande sich anders zu verhalten, als im isolirten Zustande.

3) Abgesehen von der Aufnahme kommt hier auch die Regulation des osmotischen Druckes durch Stoffwechsel in Betracht (vgl. Eschenhagen, Über Einfluss verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen 1889). — In causaler Hinsicht unbekannt ist, warum sich Schnitte aus Bewegungsgelenken in Salpeterlösung anders als in Wassser verhalten (Hilburg, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, p. 32). — Nach Klees (ebenda Bd. II, p. 545) hat vielleicht Eisenweinstein Einfluss auf die Aufnahme von Zucker in Algen.

4) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 56; Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 308.

Während nun bekanntermassen sehr oft Stoffumwandlungen mit der Anhäufung von Stoffen (ebenso mit der Auswanderung gespeicherter Körper) Hand in Hand gehen, wurde bisher eine Anhäufung auf andere Weise noch nicht sicher gestellt. Sobald übrigens ein Körper nach beiden Seiten diosmirt, ist eine Anhäufung überhaupt nur durch das Eingehen einer neuen Verbindung möglich. Die Entstehung einer solchen wurde auch für Anilinfarben allgemein als Ursache für die Speicherung, wie die Zerlegung als Bedingung für das Auswandern erkannt, und zwar auch dann, wenn der gespeicherte Farbstoff sich als Lösung im Zellsaft befand. In diesem Falle vermag aber direct weder der Augenschein noch irgend eine nur den Farbstoff charakterisirende Reaction die Existenz einer Verbindung zu erkennen, welche von der zur Aufnahme gebotenen Farbstoffverbindung verschieden ist. Ebenso ist aber die Sachlage, wenn z. B. die Reaction auf Glycose erhalten wird oder wenn mit Nachweis von Salpetersäure in der Zelle sogar darüber Zweifel bestehen, ob diese, wie in dem dargebotenen Salpeter, mit Kalium oder etwa mit Calcium vereint ist.

Aus diesen Gründen ist es sehr häufig schwierig oder auch unmöglich zu entscheiden, ob im gegebenen Falle die aufgespeicherten und die zur Aufnahme gebotenen Molekeln eines Körpers genau übereinstimmen. Zu der Speicherung genügt aber irgend eine leichte Umlagerung, die durch die üblichen Reactionen eines Stoffes gar nicht wahrnehmbar zu sein braucht[1]). Ja, falls z. B. die Diosmose etwa durch Dissociation eines Körpers erst eingeleitet wird, muss es schon zu einer Ansammlung führen, wenn in dem der anderen Seite der Scheidewand angrenzenden Medium diese Dissociation nicht eintreten kann. Bei den besonderen und uns unbekannten Verhältnissen in einer lebendigen Zelle fehlt uns eben eine allseitige Einsicht in die phy-

1) Einige Bemerkungen in dieser Hinsicht in Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 309. Ebenda und in meiner Arbeit: Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 90, ist auch auf die Bedeutung der Massenwirkung und die Durchführung partieller Reactionen zur Totalität, sowie die damit zusammenhängende Selbstregulation hingewiesen. — Bei Kenntniss von Qualität und Quantität der in einer Zelle gelösten Stoffe dürften in den hier angezogenen Fragen Schlüsse aus der osmotischen Leistung zu gewinnen sein, da diese in Beziehung zu der Molekulargrösse im Lösungszustand steht.

sikalisch-chemischen Bedingungen und so kann man nicht schlechthin über diese und ihre Erfolge aburtheilen. Ganz abgesehen von den lebendigen Eigenheiten ist schon zu bedenken, dass die Oberfläche der Plasmahaut gegenüber dem Volumen der kleinen Zellen relativ sehr ansehnlich ist und dieses für alles das ins Gewicht fällt, was irgendwie von der Plasmahaut oder Grenzfläche abhängt[1]). Möglich dass dieserhalb oder auch aus anderen in der Kleinheit des Raumes liegenden Ursachen manche Dinge sich etwas anders in der Zelle gestalten, in welcher zudem meist ein höherer osmotischer Druck besteht. Übrigens ist es nicht Absicht, alle die möglichen Mittel zu besprechen, die direct oder indirect zu solchen Umsetzungen führen können, sondern es handelte sich hier nur darum, die molekulare Änderung als eine Ursache der Anhäufung oder des Auswanderns gespeicherter Stoffe anzudeuten.

So lange aber in einem gegebenen Falle eine molekulare Änderung als Ursache der Ansammlung nicht widerlegt ist, kann man ein Zustandekommen auf andere Weise nicht als nothwendig fordern. Die Möglichkeit einer Ansammlung ohne molekulare Änderungen lässt sich andrerseits ohne besondere Gründe nicht abweisen, denn zu solchem Ziele kann, gleichviel wie erreicht, jede einseitige Beförderung eines Stoffes durch die Plasmahaut führen (vgl. p. 284).

Diese Erwägungen gelten natürlich ebenso, wenn es sich um Speicherung eines salpetersauren Salzes, anscheinend von Salpeter handelt. Solche Anhäufung ist lange bekannt[2]) und von Janse[3]) wurde bei Darbietung von Salpeter constatirt, dass Nitrat eindringt, aber nicht exosmirt. Die Erklärung legt Janse einseitig in die Eigenschaft der Vacuolenhaut, Salpeter wohl hinein, aber nicht hinaus zu lassen, fordert also ohne berechtigten Grund einen bestimmten, freilich möglichen Modus da, wo Gleiches durch verschiedene Ursachen erreichbar ist. Andere Modalitäten, ja nicht einmal die Frage, ob in der Zelle die empirisch nachgewiesene Salpetersäure als Kaliumnitrat vorhanden ist, hat Janse überhaupt gar nicht in Erwägung ge-

---

1) Vgl. p. 249. — Versuche über Einfluss der Raumgrösse auf Reactionen wurden von Liebreich angestellt (Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1889, p. 169).

2) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 47; Frank, Berichte d. botan. Gesellschaft 1887, p. 472; Schimper, Bot. Zeitung 1888, p. 121.

3) Die Permeabilität d. Protoplasmas 1888, Separatabz. aus Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akad. v. Wetenschappen Amsterdam III. R., Bd. IV. Ausführliches Referat im Botan. Centralblatt 1888, Bd. 34, p. 10.

zogen. Auch schweigt Janse von der gelegentlichen Exosmose des Nitrats, die durch verschiedene Erfahrungen wahrscheinlich wird, welche auf eine Wanderung des Nitrats deuten. Da aber diese Annahme Janse's nicht erwiesen ist, so kann man natürlich auch nicht behaupten, dass, abweichend von der Vacuolenhaut, die Hautschicht stets nach beiden Richtungen für Salpeter durchlässig ist. Mit einem Worte ist aber natürlich keine Erklärung gegeben und wenn man die Janse'schen Bezeichnungen »Extrameabilität« und »Intrameabilität«[1]) nur als Ausdruck für die beobachtete Thatsache nehmen will, so sind sie eben mit exosmotischer und endosmotischer Bewegung gleichbedeutend. Übrigens sei daran erinnert, dass in den bisher untersuchten Pflanzen die Vacuolenhaut Anilinfarben (nach meinen Beobachtungen), sowie Glycerin und Harnstoff (nach de Vries) gleicherweise Exosmose und Endosmose gestattet. Vielleicht hat bei Janse die supponirte Autonomie der Vacuolenhaut zu einer Erklärung veranlasst, die eine besondere Activität der Vacuolenhaut fordert. Eine solche wäre übrigens sehr wohl auch bei heterogener Entstehung möglich und, wie schon früher (p. 227) betont wurde, kann aus specifisch verschiedenem Inhalt, also ebenso aus verschiedener Speicherungsfähigkeit, mit Bezug auf die Genesis der Plasmahaut ein berechtigter Schluss nicht gezogen werden.

Ob die Speicherung des Nitrats nach gleichem Princip zu stande kommt, wie die Speicherung der Anilinfarben, weiss ich so wenig wie Janse, der die als Erfolg der Stoffumwandlung nachgewiesene Anhäufung des Methylenblaus (bei Janse steht irrigerweise Aethylenblau) mit der Bemerkung abfertigt, dass es fraglich sei, ob der normale Protoplast den Farbstoff hindurchlasse und dass übrigens die Aufnahme von Methylenblau und Salpeter nichts mit einander gemein haben[2]). Wenn Janse den strengen Nachweis, dass während der Aufnahme des Methylenblaus die Plasmaströmung fortdauert, und, sofern nur die Lösung genügend verdünnt ist, die aufnehmende Zelle normal weiter wächst[3]), nicht als genügenden Beweis für eine Aufnahme in den lebendigen Protoplasten ansehen will, dann wäre wohl eine Äusserung erwünscht gewesen, wie er lebendige und pathologische Vorgänge sich geschieden denkt. Ging aber in Janse's Versuchen die Aufnahme von Nitrat aus concentrirten Salpeterlösungen vor sich, so ist doch bekannt, dass Pflanzen auch aus verdünnten Lösungen Nitrat anzuhäufen vermögen. Aber selbst wenn dieses nicht zuträfe, würde die eigentliche Speicherungsursache davon nicht berührt, wenn auch die specielle Frage auftauchen müsste, ob die Aufnahme von Nitrat erst als Function der Concentration der Salpeterlösung eingeleitet wurde und dabei wäre dann allerdings zu beachten, dass concentrirtere Lösungen mit der Zeit den Organismus schädigen können.

---

1) Janse, l. c., p. 5.

2) Janse, l. c., p. 79.

3) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 197, 210 u. s. w.

Zum Schluss dürften einige Worte über die Quelle der zur Stoffanhäufung führenden Energie am Platze sein[1]. Wenn die Speicherung von einer Stoffumwandlung abhängt, ist diese direct oder indirect allerdings von einer Action des Protoplasten erzielt; die zunächst den Körper in die Zelle treibende Energie aber entstammt den Molekularkräften, welche überhaupt zu Diffusion, Imbibition und damit zu Diosmose führen, welche selbstverständlich mit dauernder Störung des Gleichgewichts fortdauert. Durch diese Molekularkräfte ist ohne eine bestimmte Stoffumwandlung, wenigstens unter bestimmten hier nicht näher zu discutirenden Voraussetzungen, eine gewisse Stoffanhäufung auch dann möglich, wenn der statische Zustand der Plasmahaut einem Körper den Eintritt in die Zelle, aber keinen Austritt gestattet. Zu beachten ist hierbei, dass Wasser dauernd endosmotisch und exosmotisch wandern kann und demgemäss der osmotische Druck in der Zelle nur durch Zunahme osmotisch wirksamer Substanzen steigt. Die endosmotische Bewegung selbst wird aber nicht mehr durch die genannten Molekularkräfte allein vermittelt, sobald irgendwie erst durch bewegende Kräfte des Protoplasmas die Durchwanderung der Plasmahaut erreicht wird. Bei solchem Aufwand von Energie des Protoplasmas kann natürlich immer ein Stofftheilchen ohne jede Veränderung von einer verdünnteren zu einer concentrirteren Lösung befördert und so in dieser potentielle Energie angehäuft werden. Um derartiges durch Stoffumwandlung zu erreichen, ist selbstverständlich auch active Zellenthätigkeit nothwendig, die aber in diesem Falle in die diosmotische Bewegung selbst nicht unmittelbar eingreifen muss.

Bei der immerhin nur langsamen Diffusionsbewegung ist in jedem Falle und so auch für die Beschleunigung der diosmotischen Bewegung, wie ich schon vor Jahren hervorhob, mechanische Mischung im Zellsaft und ebenso im Protoplasma von sehr wesentlicher Bedeutung. Neben anderen dauernd irgendwie thätigen Ursachen wirkt auch in solchem Sinne die Protoplasmaströmung mit, die aber, abgesehen von Haaren, keineswegs so allgemein verbreitet und thätig ist, wie es de Vries annahm, der einseitig allein diese Bewegung als massgebend in den Vordergrund drängte[2].

VII. Das osmotische System in der Zelle.

Die höchste osmotische Leistung wird erreicht, wenn ein gelöster Körper nicht diosmirt und in diesem Falle erzielen schon verdünnte Lösungen krystalloider Stoffe, wie ich 1877 nachwies, sehr ansehnliche Druckkräfte. Wie immer das Zustandekommen dieser

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 57.

2) Vgl. diese Abhandlung p. 278, sowie Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen Bd. II, p. 314 und die dort citirte Literatur.

erklärt werden mag, jedenfalls kommen die nicht diosmirenden Molekeln nur mit der Grenzfläche der abschliessenden Haut in Berührung und nur an dieser und gegen diese kann die aus Molekularkräften entspringende osmotische Leistung entwickelt werden. Dieses gilt natürlich ebenso, wenn die Plasmahaut (oder irgend eine andere Haut) zwei gelöste Stoffe scheidet, welche also nicht mit einander in directe Berührung kommen, auch nicht auf messbare Entfernungen durch Molekularkräfte auf einander wirken können. Demgemäss hat weder die Dicke der wasserimbibirten Plasmahaut, noch deren Anlehnung an ein gequollenes und dem Wasser den Durchtritt gestattendes Medium einen Einfluss auf die osmotische Druckhöhe, welche ein nicht diosmirender Körper hervorbringt.

Da nun in der lebenden Zelle durch ineinander geschachtelte Plasmahäute eine osmotische Separirung von Lösungen erreicht ist, so wird jene schon durch obige unantastbare, rein physikalische Sätze, als ein osmotisches System gekennzeichnet, dessen Bedeutung ich seiner Zeit nachdrücklich hervorhob[1]. Da aber thatsächlich diese Verhältnisse und die sich daraus ergebenden Consequenzen in den einschlägigen Arbeiten nicht richtig gewürdigt oder auch verkannt zu werden pflegen, so dürfte eine gedrängte Zusammenfassung der fundamentalen Punkte wohl nicht ohne Nutzen sein. Zur Vereinfachung sei nur der Fall ins Auge gefasst, dass die gelösten Stoffe nicht durch die Plasmahaut diosmiren und die Zelle sich in reinem Wasser befindet, also auch in der Zellhaut keine gelösten Stoffe enthalten sind. Im übrigen ist ja bekannt, dass die Zellhaut als Widerlage für den Protoplasten dient, nicht aber die osmotischen Leistungen in diesem bestimmt.

In Folge der allseitigen Begrenzung des Protoplasmakörpers mit Plasmahaut haben die im Zellsaft gelösten Stoffe an der Contactfläche der abschliessenden Vacuolenhaut, dagegen hat eine von aussen zutretende Lösung an der Aussenfläche der Hautschicht ihre osmotische Wirkung zu realisiren[2]. Sofern aber im Cytoplasma gelöste Stoffe vorhanden

---

1) Osmotische Untersuchungen 1877, p. 154, 168; vgl. auch Pflanzenphysiologie Bd. I, p. 50.

2) Es genügt, hier eine Zelle mit einfachem protoplasmatischem Wandbelag anzunehmen, da bei weitergehender Ausgestaltung des Protoplasten im Princip gleiches gilt.

sind, müssen diese nothwendig in Berührung mit den abgrenzenden Flächen von Hautschicht und Vacuolenhaut entsprechende osmotische Wirkungen hervorrufen. In analogem Sinne kommt, unabhängig von Inhalt und Qualität der Haut, in und an jedem abgegrenzten Gebilde osmotische Leistung zu stande, also auch in den kleineren Vacuolen, mögen diese im Protoplasma oder im Zellsaft liegen. Bei der zähflüssig-plastischen Beschaffenheit von Plasmahaut und Protoplasma muss natürlich eine Differenz des osmotischen Druckes in bekannter Weise zu Volumveränderungen führen, und durch Wasserabgabe nimmt z. B. die Concentration und damit die osmotische Leistung in der Vacuolenflüssigkeit so lange zu, bis der Gleichgewichtszustand gegenüber einer plasmolysirenden Lösung erreicht ist. Ein solches Gleichgewicht wird selbstverständlich ebenso in dem Protoplasma hergestellt und erhalten, doch ist hier in Erwägung zu ziehen, in wie weit die nöthige Gegenwirkung durch osmotische Leistung der im Cytoplasma gelösten Stoffe oder durch die Quellungskräfte, d. h. durch die Imbibition in ungelösten Massen erzielt wird.

Bei Mangel gelöster Stoffe kommt nur die Quellungskraft in Betracht und aus dieser muss, das Fehlen gelöster Stoffe vorausgesetzt, in dem zwischen Zellhaut und Vacuolenhaut eingeklemmten Protoplasma die Gegenwirkung gegen den bekanntlich oft sehr ansehnlichen osmotischen Druck des Zellsaftes entspringen[1]. Unter solchem Druck muss das Protoplasma, gegenüber dem maximalen Quellungszustand, etwas wasserärmer sein, doch könnte schon eine nur geringe Wasserabgabe ausreichen, um bei einer ansehnlich gesteigerten äusseren Pressung wieder die Äquivalenz des Gegendruckes in dem Protoplasma herzustellen, da bekanntlich im Allgemeinen die Quellungskraft mit dem Wasserverlust schnell ansteigt[2]. Gegen die Zellhaut wirkt durch Vermittelung des angepressten Protoplasmas, gleichviel ob dieses eine mächtige oder minimale Wandschicht bildet, der volle osmotische Druck des Zellsaftes, sofern nur dieser im Protoplasma hydrostatisch

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Untersuchungen p. 217.

2) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 23; Reinke, Untersuchungen über die Quellung 1879, p. 51. — Bei Einwirkung von Salzlösungen auf vacuolenfreie Protoplasmakörper kommt natürlich ebenfalls eine der osmotischen Wirkung entsprechende Wasserentziehung zu Wege.

fortgepflanzt wird. Eine solche volle Übertragung wollen wir auch zunächst annehmen, wenn sie auch nicht in aller Strenge zutrifft.

Befinden sich im Protoplasma gelöste Stoffe, so müssen diese durch ihre osmotische Wirkung nothwendig einen äquivalenten Theil der osmotischen Wirkung des Zellsaftes äquilibriren, zugleich aber auch einen entsprechenden osmotischen Druck gegen die Hautschicht entwickeln. Demgemäss bleibt der gegen die Zellwand ausgeübte Druck durch Einführung gelöster Stoffe in das Protoplasma unverändert und dieses auch dann, wenn sich zwischen Hautschicht und Vacuolenhaut eine dem Zellsaft isosmotische[1]) Lösung befindet. Auf der Vacuolenhaut lastet dann beiderseitig gleicher osmotischer Druck und unter diesen Umständen kann die beliebige Ineinanderschachtelung geschlossener osmotischer Systeme den Druck gegen die Hautschicht resp. die Zellhaut nicht modificiren. Dieser Druck bleibt deshalb derselbe, wenn beliebig viele kleine Vacuolen in dem Zellsaft oder Protoplasma auftauchen oder wenn in eine Zelle aus künstlicher Niederschlagsmembran eine kleinere Zelle mit isosmotischem Inhalt eingeschachtelt wird.

Aus diesen Erwägungen folgt unmittelbar, dass der vom Protoplasten gegen die Zellwand ausgeübte Druck die osmotische Leistung des Zellsaftes nicht übertrifft. Wenigstens gilt dieses, so lange der Protoplasmakörper keine Spannungen wie ein fester Körper zu entwickeln vermag. Annähernd ist dieses bei der zähflüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas erreicht, die mit der leichten Verschiebbarkeit der Theile elastische Spannungen nicht zu erzielen und zu erhalten gestattet. Vermöge dieses schon näher charakterisirten Aggregatzustandes folgt eben das Protoplasma allen Zug- und Druckspannungen und ermöglicht so durch entsprechende Form- und Volumänderungen den Ausgleich osmotischer und anderer Druckdifferenzen bei plasmolytischer Wirkung. Nach plasmolytischem Ausgleich ist somit wiederum Gleichgewicht zwischen dem auf beiden Seiten der Hautschicht und Vacuolenhaut lastenden Druck erreicht. Damit ist aber die plasmolysirende Flüssigkeit selbstverständlich isosmotisch mit dem Zellsaft, in dem ja nur osmotische Leistung Druck

1) Diese von Tamman benutzte Bezeichnung ist synonym mit isotonisch (de Vries).

erzielen kann, gleichviel ob in dem Protoplasma gelöste Stoffe fehlen oder vorhanden sind. In letzterem Falle wirkt natürlich der Zellsaft nicht mit dem der plasmolysirenden Lösung entsprechenden osmotischen Überdruck gegen die Vacuolenhaut, da ja dieser einseitige Überdruck um die osmotische Leistung der Lösung im Protoplasma vermindert wird, das seine übrige Gegenwirkung, sofern die in ihm gelösten Stoffe nicht mit Zellsaft und Aussenflüssigkeit isosmotisch sind, durch seine Quellungskraft erzielen muss.

In welchem Verhältniss in Wirklichkeit im Protoplasma Quellungsdruck[1]) (so sei der Kürze halber gesagt) und osmotischer Druck wirksam sind, ist nicht sicher zu bemessen. Wir können überhaupt nur mit Wahrscheinlichkeit die Existenz gelöster Stoffe im Protoplasma annehmen, ohne über Qualität und Quantität derselben Bestimmtes zu wissen. Da bekanntlich aber colloidale Körper, zu welchen auch die Proteïnstoffe zählen, eine geringe osmotische Wirkung erzielen, so könnten diese unter den in der Zelle bestehenden Druckverhältnissen in ansehnlicher Menge im Protoplasma gelöst vorhanden sein[2]).

Unter den in der Zelle gebotenen Verhältnissen ist es denkbar, dass das Protoplasma, wenn es auch nur durch seine Quellungskraft dem auf mehrere Atmosphären steigenden Druck Widerstand zu leisten hat, dennoch seinen hohen Wassergehalt und die hohe Beweglichkeit der Theile, wie sie ja besonders beim Strömen zum Ausdruck kommt, bewahren kann. Aus diesem Gesichtspunkte möchte ich also nach reiflicher Überlegung nicht mehr wie früher[3]) das Vorhandensein gelöster Stoffe im Protoplasma bestimmt fordern. Die Frage bezüglich der Existenz gelöster Stoffe im Protoplasma wurde auch schon bei früherer Gelegenheit berührt (p. 245), kann aber nur durch neue Untersuchungen erledigt werden. Derzeit steht auch kein Mittel zu Gebote, um unabhängig von der stofflichen Qualität Quellungsdruck und osmotische Leistung in dem Protoplasma getrennt zu bestimmen. Ohne näheres Eingehen auf diese Fragen sei hier nur kurz bemerkt, dass selbst sehr ansehnliche Mengen gelöster Stoffe ohne zur Vacuolenbildung zu führen vorhanden sein könnten, da diese nur von localen Imbibitionsdifferenzen abhängt (p. 221). Ja diese Vacuolenbildung und die fernere Ausdehnung derselben durch

---

1) Es bedarf wohl keiner weiteren Erörterungen, dass Quellungsdruck durch Wasseranziehung seitens ungelöster Theile vermittelt wird, während gelöste Molekeln osmotischen Druck erzielen. Zwischen beiden ist natürlich die Grenze nicht schärfer gezogen, als zwischen Lösung und Nichtlösung.

2) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 176.

3) Ebenda p. 170.

osmotisch wirksamen Inhalt kann sogar für Existenz gelöster Stoffe im Plasma geltend gemacht werden. Gewisse Mengen gelöster Stoffe müssen bei diosmotischer Bewegung durch das Protoplasma in diesem nothwendig vorhanden sein und wahrscheinlich sind überhaupt gelöste und nicht exosmirende Stoffe ein integrirender Bestandtheil im Protoplasma. Specifische Differenzen in Qualität und Quantität der gelösten Stoffe sind natürlich möglich und so kann man nicht schlechthin allgemeine Schlüsse aus den Primordialzellen ableiten, in denen allerdings höhere osmotische Leistungen nicht vorhanden sein können, da durch diese die Cohäsion der Hautschicht und des Protoplasmas überwunden werden würde.

Der osmotischen Leistung des Zellsaftes steht der von Hautschicht[1]) und Vacuolenhaut ausgehende Centraldruck (Capillardruck) entgegen, dem sich eventuell ein aus der Cohäsion des übrigen Protoplasmas entspringender Druck im positiven oder negativen Sinne addiren kann. Demgemäss wirkt nicht die volle osmotische Leistung des Zellsaftes, sondern der nach Abzug der genannten Grössen bleibende Betrag spannend auf die Zellhaut. Der vom Krümmungsradius abhängende gesammte Centraldruck lässt sich zwar nicht genau berechnen, dürfte indess in nicht zu kleinen Zellen kaum $^1/_{10}$ bis $^1/_5$ Atmosphäre erreichen, so dass er gegenüber dem gewöhnlich einige Atmosphären betragenden osmotischen Druck solcher Zellen eine relativ geringe, wenn auch nicht immer eine ganz verschwindende Grösse ist. Mit abnehmendem Durchmesser steigt aber dieser Centraldruck und in sehr kleinen Vacuolen mag er wohl bis zu einer Atmosphäre anwachsen können. Deshalb ist zur Erhaltung der Vacuolen eine äquilibrirende osmotische Leistung des flüssigen Inhalts nothwendig, denn reines Wasser würde durch den mit der Verkleinerung immer mehr anwachsenden Druck unvermeidlich ausgepresst und so die Vacuole zum Verschwinden gebracht werden.

Nach der Plasmolyse muss natürlich die osmotische Leistung des Zellsaftes die der Aussenflüssigkeit um den Werth des besagten Centraldrucks übertreffen. Sind dieserhalb also plasmolysirende Lösung und Zellsaft nicht genau isosmotisch, so wird man sie doch in der Praxis als isosmotisch betrachten. Übrigens wird durch die osmotische Leistung der eben plasmolysirenden Lösung im Allgemeinen

---

1) Der Centraldruck der Hautschicht hat natürlich auch eine osmotische oder anderweitige Druckentwicklung im Protoplasma zu überwinden.

der thatsächlich von dem Protoplasmakörper gegen eine Widerlage ausgeübte Druck angezeigt und leicht ist einzusehen, dass für vergleichende plasmolytische Untersuchungen die Existenz dieses Centraldrucks keine Bedeutung hat. Selbst wenn unter solchen Eingriffen die bestimmenden Factoren (Oberflächenspannung, Cohäsion u. s. w.) etwas variiren sollten, so dürften doch wohl die damit erzielten Variationen sich gewöhnlich in Grenzen halten, welche für solche Untersuchungen praktisch nicht in Betracht kommen. Dasselbe gilt hinsichtlich der geringen Modification der Krümmungsradien, welche mit der geringen Volumabnahme des Protoplasmas und der Vacuolenflüssigkeit herbeigeführt wird.

Unsere Schlüsse setzen immer ein Protoplasma voraus, das sich in seiner Cohäsion einer Flüssigkeit annähert, wie es thatsächlich für hautumkleidete Zellen zutrifft. Würde aber an Stelle dieses Protoplasmas ein genügend fester und gestaltungsfähiger Körper treten, so könnte dieser z. B. den osmotischen Druck der Vacuolenflüssigkeit allein tragen, also eine Spannung der Zellwand auf diesem Wege verhindern oder auch, etwa wie ein nach Vergrösserung strebender Kugelmantel, den Druck gegen die Zellwand steigern. Aber selbst das verhältnissmässig sehr consistente ruhende Plasma der Plasmodien ist derart plastisch, dass es in besagter Weise, gegenüber den osmotischen Spannungen, nur geringe Leistungen zu vollbringen vermöchte. Denken wir uns übrigens ein solches Plasmodium in eine zu enge Zellhaut so eingesperrt, dass es dieser allseitig anliegt, und lassen nun die üblichen Bestrebungen nach Ausgestaltung fortdauern, so müssen damit diesen Gestaltungsenergien entsprechende locale Differenzen der Druckwirkung gegen die Zellwand zu stande kommen (vgl. p. 272).

Zur Erzielung solcher Druckwirkung sind natürlich Vacuolen oder gelöste Stoffe im Protoplasma nicht unbedingt nothwendig, da auch eine angestrebte Quellung drückend gegen die Wand wirken kann. Übrigens ist der Quellungszustand des Protoplasmas innerhalb der Zelle immer durch die osmotischen Leistungen des Zellsaftes, resp. der plasmolysirenden Flüssigkeit regulirt. Erwägt man, dass die osmotische Leistung, wenigstens für verdünntere Lösung, proportional der Concentration steigt, die Quellungskraft aber mit Abnahme des Wassers schneller zunimmt, so ist ersichtlich, dass

eine genügend genaue Controle der Volumänderung im Protoplasma und Zellsaft (sofern eine solche möglich ist) wohl Anhaltspunkte für mancherlei Schlussfolgerungen geben könnte, wie z. B. auch in der Frage, ob im Protoplasma Quellungsdruck oder osmotischer Druck eine Rolle spielt. Allgemein habe ich übrigens schon in den Osmotischen Untersuchungen (p. 180—188) entwickelt, wie eine Controle der Volumveränderungen in Protoplasma, Zellsaft und kleineren Vacuolen vielleicht in mehrfacher Hinsicht nutzbar gemacht werden kann, z. B. um den Ort einer Reaction näher zu bestimmen[1]).

Da für Dehnung der Zellhaut und alle daraus resultirende Verhältnisse der vom Zellinhalt ausgeübte Druck, unabhänging von dessen Ursprung in Betracht kommt, so ist zweckentsprechend unter »Turgor« diese Gesammtspannung zu verstehen[2]). Wenn thatsächlich Sachs[3]) u. A. mehr oder weniger bestimmt Turgorkraft und osmotischen Druck identificirten, so geschah dieses wohl nur in Rücksicht darauf, dass letztere gewöhnlich so gut wie allein entscheidend ist, doch wäre, wie angedeutet wurde, auch in vacuolenfreien Protoplasten ein sehr ansehnlicher Turgor recht wohl möglich. Ich würde auch diese physikalisch und physiologisch so selbstverständliche Sache nicht berühren, wenn nicht bei Went[4]) unbegreiflicherweise ausgesprochen wäre, dass erst mit Entdeckung der Vacuolen in jüngsten Zellen die in diesen bestehende Wandspannung verständlich geworden sei. Went übersieht also neben der Quellungswirkung des Protoplasmas die mögliche Existenz gelöster Stoffe in diesem, welche in Contact mit der Hautschicht osmotisch wirken müssen.

Dass aus der Cohäsion des zähflüssigen Protoplasmas (abgesehen von der Oberflächenspannung) kein ansehnlicher Centraldruck entspringen kann,

---

1) Ein specieller Fall ist auch die Plasmolyse, welche Nägeli (1855) ihrem Wesen nach und auch mit Bezug auf Volumabnahme des Ganzen und des Zellsafts richtig erkannte. Mit alleiniger Bezugnahme auf den Zellsaft hat de Vries (Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XVI, p. 567, 579) die unter bestimmten einfachen Verhältnissen erfolgenden Volumänderungen besprochen. — Die entwickelten Grundzüge sind übrigens auch leicht dem Falle anzupassen, dass ein Stoff exosmirt oder endosmirt.

2) So aufgefasst bei Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 240; Bd. I, p. 50. — Das Wort Turgescenz wurde bereits von Dutrochet (Mémoires d. végétaux et d. animaux, Brüssel 1837, p. 18) für osmotische Spannung benutzt.

3) Vgl. z. B. Lehrbuch d. Botanik 1874, IV. Aufl., p. 757; Vorlesungen über Pflanzenphysiologie II. Aufl., 1887, p. 577. — Die bekannte Entstehung von Steifheit durch osmotische Spannung wurde in botanischer Hinsicht z. B. hervorgehoben durch Brücke (Müller's Archiv f. Anatomie und Physiologie 1848, p. 434; Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen 1855, I, p. 25 und Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 377.

4) Jahrb. f. wiss. Botanik 1888, Bd. 19, p. 350.

ergibt sich daraus, dass selbst das relativ feste, nicht mitströmende Plasma der Plasmodien nur zur Entwickelung eines geringen radialen Druckes unter den in den Zellen gebotenen Verhältnissen befähigt ist. Nehmen wir nach den früheren Dehnungsversuchen am Plasmodium als die ohne plastische Verschiebung der Theile zulässige elastische Spannung (t) den wohl zu hohen Werth von 300 mgr pro Quadratmillimeter an (vgl. p. 262) und lassen ein solches Protoplasma in einer kugeligen Zelle von 0,01 mm Radius (r) einen 0,005 mm dicken Wandbelag (d) bilden, so berechnet sich nach der Formel[1]) $p = \frac{2 \cdot d \cdot t}{r}$ ein radialer Druck von 0,3 gr pro Quadratmillimeter = 0,03 Atmosphären.

Für die Bestimmung des von Hautschicht und Vacuolenhaut ausgehenden Centraldrucks fehlt, wie schon früher (p. 114) bemerkt wurde, die genügende Kenntniss der Tangentialspannung. Setzen wir $a_{12} = 1,0$ mgr, r hinwiederum = 0,01 mm und zwar in gleicher Weise für Hautschicht und Vacuolenhaut, so berechnet sich für den gleichsinnigen Centraldruck beider ein Druck von 400 mgr pro Quadratmillimeter = 0,04 Atmosphären. Sollte aber auch a_{12} den vierfachen Werth erreichen, so würde doch immer nur ein Radialdruck von 0,16 Atmosphären erzielt und dieses kann nach dem Obigen durch die Cohäsion des zwischen den beiden Plasmahäuten befindlichen zähflüssigen Cytoplasmas nicht wesentlich verstärkt werden.

Ist aber in einer Vacuole $r = 0,002$ mm, so wird für $a_{12} = 1,0$ mgr der von der Vacuolenhaut erzielte Capillardruck = 2,0 gr pro Quadratmillimeter = 0,2 Atmosphären, kann also für die an der Grenze der Sichtbarkeit liegenden Vacuolen recht wohl auf 1 Atmosphäre steigen, ohne dass a_{12} einen höheren Werth annehmen muss.

Kleine Vacuolen können also immerhin einen gewissen osmotisch wirkenden Inhalt führen, ohne einen Druck nach aussen geltend zu machen. Es ist dieses für Primordialzellen von Bedeutung, welche gewöhnlich nur kleine Vacuolen führen und die in dem umgebenden Plasma gelöste Stoffe von ansehnlicher osmotischer Wirkung nicht enthalten können (p. 295). Wohl möglich aber, dass diese Vacuolen durch ihr Verhalten, nöthigenfalls auch nach dem Isoliren aus dem Protoplasma in den hier angedeuteten Fragen verschiedene Aufschlüsse bringen können.

Beiläufig sei hier daran erinnert, dass die durch Asparagin oder Gyps in einem Plasmodium erzeugten Vacuolen auch dann eine begrenzte Grösse erreichen, wenn sie frei im strömenden Plasma liegen und sich in ihnen ungelöste Substanz findet (p. 200). Würde damit die Lösung gesättigt erhalten, so müsste bei solchem constanten osmotischen Druck die Vergrösserung um so mehr fortschreiten, als mit zunehmendem Radius der Centraldruck abnimmt. Vielleicht erklärt sich besagtes Verhalten schon durch die ziemlich ansehnliche Exosmose von Asparagin und Gyps, doch könnten auch noch andere Momente mitspielen.

---

1) Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 414.

VIII. Der osmotische Druck in der Zelle.

Neben der Aufdeckung des auch im vorigen Kapitel wiederum besprochenen osmotischen Systems verfolgte ich in den Osmotischen Untersuchungen (1877) als eine Hauptaufgabe die causale Aufhellung der osmotischen Druckkräfte in der Zelle, für welche ich in früheren Studien unerwartet hohe Werthe gefunden hatte. Diese damals physikalisch nicht erklärbare Thatsache führte mich, unter Berücksichtigung der in der Zelle obwaltenden Verhältnisse, auf die bestimmte physikalische Fragestellung: »Welche osmotische Druckkraft erzeugen gelöste Körper, speciell die sogenannten Krystalloide, wenn sie nicht diosmiren?«[1]) Die Versuche aber lehrten, dass unter diesen Umständen thatsächlich schon verdünnte Lösungen von Krystalloiden sehr ansehnliche osmotische Drucke erzeugen, wie das auch in der lebenden Zelle der Fall ist, in welcher in der gekennzeichneten Weise die Exosmose durch die Plasmahäute verhindert wird, denen die für Wasser und ungelöste Stoffe relativ sehr leicht durchlässige Zellhaut in bekannter Weise als Widerlage dient[2]). Vermöge ihrer ansehnlichen Cohäsion und unterstützt durch die an freien Flächen nicht geringen Krümmungsradien vermag aber die Zellhaut selbst einem osmotischen Druck von vielen Atmosphären genügenden Widerstand entgegenzusetzen[3]). Der Pflanzenzelle ist auch der physikalische Apparat darin nachgeahmt, dass in diesem die diosmotisch bestimmende, wenig resistente künstliche Niederschlagsmembran ihre Widerlage an der Wandung einer Thonzelle findet, welche Wasser und Salze leicht durchlässt.

Von der maximalen Leistung, die bei Mangel an Exosmose

---

1) Vgl. Osmotische Untersuchungen 1877, Vorwort.

2) Vgl. das vorige Kapitel und PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 50.

3) PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, p. 114; NÄGELI und SCHWENDENER, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 412. — Wenn in Diatomeen (O. MÜLLER, Berichte d. botan. Gesellschaft 1889, p. 174) ein osmotischer Druck von 4—5 Atmosphären besteht, so ist bei der Kleinheit der Organismen ein Zusammenhalt der ineinandergreifenden zwei Schalen schon denkbar. Immerhin wird eine specielle Untersuchung diesen Punkt, sowie die mechanischen Ursachen der Erweiterung des Schalenabstands zu ermitteln haben.

erreicht wird, entfernen sich die osmotischen Drucke um so mehr, je ansehnlicher die abschliessende Haut den gelösten Körper passiren lässt. Da aber durch Thierblase, Pergamentpapier u. s. w. die Krystalloide leicht, die Colloide schwer oder auch fast gar nicht diosmiren, so ist selbstverständlich, dass die früheren Versuche mit derartigen Häuten die so ungleich höhere osmotische Leistung der Krystalloide nicht erkannten, für die bei gleicher Menge relativ nur wenig wirksamen Colloide dagegen osmotische Druckwerthe ergaben, welche von den in künstlichen Niederschlagsmembranen erhaltenen nicht sehr abweichen[1]).

In den früheren Versuchen mit relativ leicht durchlässigen Häuten war das Augenmerk wesentlich auf den relativen Austausch von Wasser und Salz, das endosmotische Äquivalent, gerichtet und der für das Verständniss des osmotischen Druckes einfachste und entscheidende Fall, dass nämlich nur Wasser passirt, kam nicht in Erwägung[2]). Auch führten aus den angedeuteten Gründen die nicht zahlreichen Druckmessungen zu der Annahme, dass gerade den colloidalen Körpern eine hohe osmotische Leistung zufalle. Doch waren

---

1) Zur Veranschaulichung mögen hier aus den Osmotischen Untersuchungen p. 73 folgende Zahlenwerthe einen Platz finden, die sich auf die in cm Quecksilber ausgedrückte Druckhöhe beziehen, welche 6procentige Lösungen der zu nennenden Stoffe in Pergamentpapier und in einer Niederschlagsmembran aus Ferrocyankupfer hervorbringen. Durch diese diosmirt aber Salpeter und so entspricht der zu 700 cm angegebene Werth nicht der maximalen osmotischen Leistung, die sich mit Bezug auf den Rohrzucker zu 1460 cm berechnet.

	Pergamentpapier	$Cu_2\ Fe\ Cy_6$
Gummi arabicum	17,9 cm	25,9 cm
Flüssiger Leim	21,3 =	23,7 =
Rohrzucker	29,0 =	287,7 =
Salpeter	20,4 =	? (700) =

Die Bemerkung von Zott (Annal. d. Physik u. Chemie 1886, N. F., Bd. 27, p. 247), dass Colloide eine ziemliche osmotische Leistung besitzen, steht natürlich nicht im Widerspruch mit obigen Erfahrungen, wie es der Autor meint. Es kommt eben darauf an, welchen Maassstab man anlegt und im Vergleiche zu nicht diosmirenden Krystalloiden hat Zott keine Untersuchungen mit geeigneten Membranen angestellt.

2) Historisches vgl. Osmotische Untersuchungen, p. 96.

die für concentrirtere Lösungen gefundenen Werthe immer nur gering gegen die osmotischen Drucke, welche in Zellen auch dann bestehen, wenn nur verdünnte Lösungen von Krystalloiden vorliegen und also nicht geeignet, diese Thatsache zu erhellen. Freilich ist wohl begreiflich, dass vor Sicherstellung osmotischer Drucke bis zu mehreren Atmosphären die Frage nach der Entstehung solcher Spannung nicht in den Vordergrund trat. Und augenscheinlich hat man früher für die osmotischen Spannungen nicht gerade sehr hohe Werthe angenommen, wenn auch die Existenz solcher Spannung z. B. Nägeli (1855) wohl bekannt war.

Die von mir zur Aufhellung dieser Frage angestellten physikalischen Versuche waren, wie seiner Zeit mit Hinweis auf die weitergehende physikalische Bedeutung hervorgehoben wurde, von physiologischen Gesichtspunkten geleitet[1]) und mit Bezug auf diese führten sie auch zu einem allgemeinen Causalverständniss der hohen osmotischen Druckkräfte in Zellen[2]). Von physikalisch-chemischer Seite wurde dieser Gegenstand nach längerer Zwischenzeit aufgegriffen, nämlich durch van't Hoff, welcher wesentlich auf Grund meiner Versuche seine kinetische Theorie der Lösungen und des osmotischen Druckes entwickelte, nach welcher dieser, analog wie der Gasdruck, durch den Stoss der im Raume herumfliegenden Molekeln erzeugt wird. Bei der hohen Tragweite dieser Frage wird, wie sich schon zeigt, dieser Gegenstand nunmehr eingehender studirt werden, und aus solchen Studien sind zweifellos, mit Bezug auf physiologische Probleme, befruchtende Aufhellungen zu erwarten. Natürlich hat man aber in der Physiologie zunächst mit den Thatsachen zu rechnen, die durch kinetische oder statische Erklärung der osmotischen Vor-

---

1) Osmotische Untersuchungen, Vorwort.

2) Im Lichte unserer Zeit betrachtet würde allerdings auch schon früher ein gewisser Rückschluss auf osmotische Leistungen der Krystalloide möglich gewesen sein. Wie wenig indess damalige Auffassungen zu solchen Schlüssen geeignet waren, mag daraus erhellen, dass ein auch auf dem Gebiete der kinetischen Gastheorie (nunmehr verstorbener) bahnbrechender Physiker in wiederholten Besprechungen solche hohe osmotische Drucke durch verdünnte Lösungen von Krystalloiden für unmöglich erklärte und erst dann seine Ansicht änderte, als ich einige Zeit später die ersten gelungenen physikalischen Versuche vorführen konnte.

gänge nicht verrückt werden, so wichtig auch eine endgültige Entscheidung in diesen Fragen sowohl in theoretischer Hinsicht, als auch mit Rücksicht auf den weiteren Ausbau des Problems ist.

Physiologisch wichtig ist, dass der osmotische Druck nur von der Natur und der Menge des gelösten Stoffes, nicht aber von Qualität und Dicke der abschliessenden Haut abhängt. Wenigstens gilt dieses so lange der gelöste Körper nicht diosmirt, die Haut aber nach beiden Seiten gleich durchlässig ist und, wie es für todte Häute ja immer zutrifft, durch active Thätigkeit keine einseitige Wasserbeförderung bewirkt.

Unter diesen Umständen beeinflusst eine Beschleunigung oder Verminderung der Filtrationsschnelligkeit, mag diese durch Dicke der Haut, durch Dimensionsänderung der intermicellaren Räume oder anders erreicht werden, die einwärts und auswärts gerichtete Wasserbewegung in gleichem Verhältniss. Da aber bei Gleichheit dieser entgegengesetzten Wasserbewegung stets die endliche Druckhöhe erreicht ist, so kann diese in keiner Weise von dem Filtrationswiderstande der abschliessenden Haut abhängen, durch welchen nur die Herstellung des Gleichgewichtszustandes beschleunigt oder verzögert wird. Dieser Schluss ist unabhängig von jeder Theorie der Osmose, gilt also ebensowohl, wenn die gelösten Stoffe durch Wasseranziehung oder rein kinetisch wirken. Auch würde ich kaum Veranlassung haben, auf dieses wiederholt betonte Verhältniss[1]) zurückzukommen, wenn nicht in botanischen Schriften immer wieder die physikalisch irrige Annahme auftauchte, dass der osmotische Druck durch Steigerung der Filtrationsschnelligkeit der Plasmahaut (oder des ganzen Protoplasten) für Wasser vermindert und im umgekehrten Falle gesteigert werde[2]).

Aber auch die Qualität der Haut kann, so lange gelöste Stoffe nicht exosmiren, den osmotischen Druck nicht beeinflussen und meine frühere gegentheilige Annahme, die sich der allgemein verbreiteten Vorstellung anschloss, ist demgemäss irrig.

Bei kinetischem Ursprung des osmotischen Druckes muss dieser,

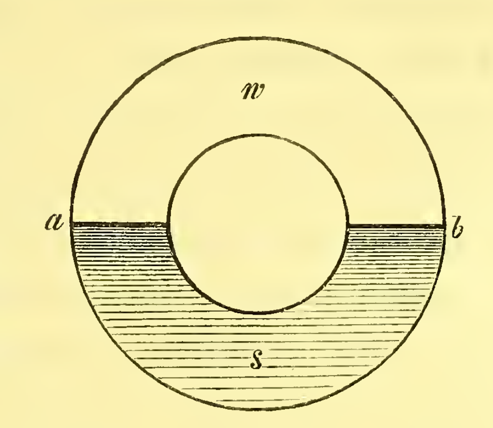
---

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 78, 183; Pflanzenphysiologie Bd. I, p. 53; Bd. II, p. 241.

2) Vgl. z. B. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1887, II. Aufl., p. 684.

ebenso wie der Gasdruck, selbstverständlich mit gleicher Energie gegen jede beliebige Wand wirken. So lange aber diese kinetische Auffassung nur Hypothese ist, kann man auf sie den obigen Schluss nicht bauen, welcher indess durch folgende Überlegung ganz allgemein und zwingend erwiesen wird.

Man denke sich in eine ringförmige Glasröhre (vgl. nebenstehenden Holzschnitt) die Häute *a* und *b* eingesetzt, die von verschiedener Qualität, beide aber für den in *s* gelösten Stoff undurchlässig, dagegen durchlässig für Wasser sind, welches in reiner Form den Raum *w* erfüllt. Würde nun der in homogener Lösung gedachte Stoff in alleiniger Absperrung durch die Haut *a* einen höheren Druck erzeugen als in Berührung mit der Wand *b*, so müsste mit der besagten Zusammenstellung beider Häute in dem communicirenden Glasrohr in *s* eine zwischen beiden Druckgrössen liegende osmotische Spannung sich einstellen. Dann fiele aber mit Bezug auf Wasser für *b* der Quotient von Einstrom in den Ausstrom grösser, für *a* kleiner als 1 aus und so müsste dauernd Wasser in der Richtung von *s* durch *b* nach *w*, *a* und *s* circuliren. Das wäre aber ein Perpetuum mobile und mit der Unmöglichkeit dieses folgt also, dass die trennende Haut, mag diese fest, flüssig oder sonstwie beschaffen sein, durch ihre Qualität den von einem nicht diosmirenden Stoff erzielten osmotischen Druck nicht beeinflussen kann. Natürlich ist aber eine solche circulirende Wasserbewegung durch Aufwand von Energie möglich, mag diese nun durch dauernde Unterhaltung ungleicher Concentration unter *a* und *b*, durch Temperaturdifferenz oder in irgend anderer Weise die Betriebskraft schaffen.



Diese unbedingt zwingende ganz allgemeine Schlussfolgerung gilt ganz ebenso für die Zelle, also auch für den Protoplast und die Plasmahäute. In der lebensthätigen Zelle steht aber thatsächlich Arbeitskraft zur Verfügung, die in irgend einer zur Zeit nicht controlirbaren Weise auf Abweichungen von dem für den statischen Zustand gültigen osmotischen Druck hinarbeiten könnte, sei es durch Unterhaltung ungleicher Concentration, durch eine active einseitige Beförderung von Wasser oder durch irgend andere Vorgänge (vgl.

p. 283). In diesem Sinne ist die Frage noch nicht Gegenstand exacter Untersuchung gewesen, doch sprechen unsere Erfahrungen dafür, dass bei der lebensthätigen Zelle normalerweise entweder nur der für den statischen Zustand gültige osmotische Druck besteht oder doch die Abweichungen so gering sind, dass sie der Beobachtung sich entzogen. In dieser Hinsicht ist namentlich hervorzuheben, dass mit Entziehung des Sauerstoffs, also mit partieller Sistirung der normalen Functionen, der osmotische Druck unverändert bleibt[1]. Ferner haben noch zu erwähnende Versuche mit verschiedenen Pflanzen den gleichen relativen osmotischen Werth für verschiedene Stoffe ergeben, wobei allerdings nicht zu vergessen ist, dass bei solchen plasmolytischen Eingriffen besondere active Leistungen sistirt werden und so der Beobachtung entgehen können. Sollte aber in der That eine Abweichung von dem gekennzeichneten physikalischen Gesetze gefunden werden, so würde eben die Forschung nach Aufdeckung der Ursache zu streben haben.

Wohl wesentlich, weil ich in üblicher Weise den Einfluss der Haut auf die osmotische Druckleistung als selbstverständlich ansah, unterzog ich diese Frage früher nicht genügender Prüfung und kam so in dieser Hinsicht zu einer irrigen Annahme[2]. Übrigens führten doch allgemeine Erwägungen zu dem Schlusse, dass Variationen der Plasmahaut keine sehr erheblichen Druckschwankungen in der lebenden Zelle erzielen dürften[3]. Der Einfluss der Haut auf die Constitution der Lösung an der Contactfläche[4] kommt hier nicht in Betracht, da durch diese die einwärts wie die auswärts gehende Wasserbewegung in gleichem Verhältniss betroffen wird. Auf die Versuche mit Membranen aus Berlinerblau und Calciumphosphat[5], die für einen Einfluss der Haut zu sprechen schienen, ist auch in den Osmotischen Unter-

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 378; II, p. 2. Auch Osmotische Untersuchungen 1877, p. 193, Anmerkung. — Auch später vorgenommene Versuche ergaben für die Staubfäden von Centaurea Constanz der Länge nach Verdrängung des Sauerstoffs, obgleich bei diesen Filamenten vermöge der ungewöhnlich grossen elastischen Dehnbarkeit schon geringere Turgorschwankungen eine für mikrometrische Messung wahrnehmbare Veränderung der Länge erzielen müssten. Wenn in den Gelenken von Mimosa pudica (Physiol. Unters. 1873, p. 65) beim Chloroformiren der Turgor etwas zu steigen scheint, so ist dieses einmal noch nicht endgültig erwiesen und könnte ausserdem auch aus Stoffwechselvorgängen resultiren.

2) Osmotische Untersuchungen 1877, p. 80, 116, 179.

3) l. c., p. 178, 185 u. s. w.

4) Ebenda, p. 49.

5) Ebenda, p. 80, 116.

suchungen kein besonderes Gewicht gelegt, da bei so vereinzelten Experimenten schon die Technik der Herstellung dieser Häute nicht so ausgebildet war und da selbst sehr geringe Discontinuitäten in der Membran oder gewisse Exosmose des Stoffes u. s. w. recht wohl die Ursache gewesen sein können, dass für Rohrzucker eine geringere Druckleistung sich ergab, als in Membranen aus Ferrocyankupfer, mit denen übrigens auch kleinere Variationen erhalten wurden.

Demgemäss wird durch die physikalische Methode die rein osmotische Leistung nicht diosmirender Stoffe in Berührung mit Vacuolenhaut oder Hautschicht mit einer Genauigkeit bestimmt, welche physiologische Methoden vielleicht nie erreichen lassen. Nach den physikalischen Erfahrungen können aber auch alle diejenigen rein osmotischen Veränderungen der osmotischen Leistung bemessen werden, welche Concentration, Temperatur und andere Umstände herbeiführen und falls die am lebenden Organismus beobachteten Erfolge sich diesen physikalischen Forderungen nicht anschliessen, ist daraus mit Sicherheit zu entnehmen, dass neben den statischen osmotischen Vorgängen noch andere den Druck u. s. w. verändernde Factoren mitspielen. Bis dahin sind die osmotischen Drucke, welche bekannte Stoffmengen in der lebenden Zelle liefern, noch nicht mit der wohl erreichbaren Genauigkeit bestimmt, die vorliegenden Erfahrungen stimmen indess mit den physikalisch gewonnenen Werthen so weit überein, als es bei solcher Sachlage erwartet werden kann. So wird auch hierdurch wahrscheinlich gemacht — was volle Übereinstimmung streng beweisen würde — dass die Turgorgrösse der Pflanzenzellen wesentlich nur den statischen osmotischen Leistungen der gelösten Stoffe entstammt.

Zweifellos lassen sich für den osmotischen Druck genauere Werthe ermitteln, als sie meine ersten derartigen physikalischen Versuche gewähren, in denen ich nicht bestrebt war eine noch grössere Präcision zu erzielen. Diese Versuche ergaben mit Membran aus Ferrocyankupfer für eine 1procentige Lösung des durch diese Haut nicht merklich diosmirenden Rohrzuckers bei 13,0—16,0° C. einen osmotischen Druck zwischen 47,1 bis 53,8 cm Quecksilber (= 0,62 bis 0,71 Atmosphären) [1]. Mit Vernachlässigung des spe-

1) Osmotische Untersuchungen 1877, p. 79. — Derartige Versuche wurden bis dahin nur noch von Ladenburg ausgeführt, die für 1 % Rohrzuckerlösung 47,6—47,9 cm Quecksilber ergaben (Berichte d. chem. Gesellschaft 1889, p. 1226).

cifischen Gewichts dieser Lösung (= 1,004) berechnet sich für die Lösung, welche 0,1 Molekel (= 34,2 gr) Rohrzucker im Liter enthält[1]), ein osmotischer Druck von 160,7 bis 184 cm (Mittel 172) und für 0,1 Molekel (= 10,1 gr) Salpeter im Liter (isotonisch mit 0,1 . $^2/_3$ Molekel Rohrzucker) von 241 bis 276 cm Quecksilber (3,2—3,6 Atmosphären). Als Mittelwerth ergiebt sich hieraus für 0,1 Molekel Salpeter ein osmotischer Druck von 258 cm Quecksilber oder von 3,4 Atmosphären. Einer 1procentigen Salpeterlösung würde demnach ein osmotischer Druck von 3,37 oder rund 3,4 Atmosphären, einer 1procentigen Rohrzuckerlösung von 0,67 Atmosphären entsprechen.

Mit Rücksicht auf die wahrscheinliche Richtung der Versuchsfehler dürften die gefundenen Werthe öfter zu niedrig als zu hoch ausgefallen sein. Wenn der osmotische Druck ganz genau den Boyle-Mariotte'schen Gasgesetzen folgt, so würde er bei 15° C. für die 1proc. Rohrzuckerlösung sich auf 52,1 cm Quecksilber beziffern[2]), ein Werth, der immerhin zufriedenstellend mit den empirisch gefundenen Zahlen übereinstimmt. Hiernach würde also die osmotische Leistung in den oben genannten Mittelwerthen sogar ein wenig zu gering bemessen sein.

Aus den, wie schon gesagt, noch nicht mit erreichbarer Exactheit durchgeführten physiologischen Methoden berechnen sich für 0,1 Molekel Salpeter osmotische Drucke von 2 bis 3 Atmosphären und verschiedene Experimente weisen auch auf noch höhere Leistung hin[3]). Nach der erwiesenen directen Anwendbarkeit der physikalischen Erfahrungen auf die Zelle, werden wir also fernerhin als osmotischen Druck für 0,1 Molekel Salpeter bei mittlerer Temperatur, nicht mehr, mit de Vries (l. c.), 3 Atmosphären, sondern 3,4 Atmosphären

---

1) Vgl. de Vries, Jahrb. f. wiss. Botanik 1884, Bd. 14, p. 537, 529.

2) Falls der osmotische Druck ganz den Gasgesetzen folgt, so muss der von 0,1 Molekel gelöstem Zucker erzielte Druck gleich dem sein, welchen 0,1 Molekel Wasserstoff oder Sauerstoff in Gasform in demselben Raum ausüben. Mit Berücksichtigung dieses und der entsprechenden Wasserstoffmenge, die $^2/_{342}$ mal kleiner ist als Zucker (die Molekulargewichte sind 2 und 342) hat man also die Mittel, um den Druck zu bestimmen, welchen bei gegebener Temperatur diese in den gleichen Raum gepresste Wasserstoffmenge ausübt. Vgl. van 'tHoff, Zeitschrift f. physikal. Chemie 1887, Bd. I, p. 482; auch Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie 1889, p. 131.

3) Vgl. de Vries, l. c., p. 529.

(vielleicht auch 3,5 Atmosphären) anzunehmen haben und dieser angenäherte Werth genügt den physiologischen Bedürfnissen so lange, als nicht weitere Studien grössere Präcision erfordern.

Da aber bekanntlich bei Einwirkung von genügend concentrirter Salzlösung sich das Protoplasma contrahirt und bis zur isosmotischen Gleichstellung des Zellsaftes verkleinert, so ist mit der zur Aufhebung des Turgors, also zur eben merklichen Plasmolyse nöthigen Concentration, wie schon Nägeli (1855) erkannte, die osmotische Leistung des Zellsaftes bemessen. Der geringe Centraldruck, der letzterem entgegen steht, kommt praktisch nicht in Betracht und übrigens wird, nach den früheren Erörterungen durch die plasmolysirende Lösung von Salpeter oder Zucker diejenige osmotische Kraft bestimmt, welche in den in Wasser liegenden Zellen als wirklicher Druck gegen die Zellhaut wirkt (vgl. p. 295).

In verdünnten Lösungen steigt der osmotische Druck nach den bisherigen Erfahrungen annähernd proportional der Concentration[1]), also, wie bei Gasen, mit der Zahl der Molekeln im Volumen. Für höhere Concentrationen gilt indess dieses Gesetz nicht mehr, und nach physikalisch-chemischen Erwägungen, welche in Versuchen mit Rohrzucker ihre Bestätigung finden, wächst weiterhin der osmotische Druck schneller als die Concentration. Innerhalb der in Zellen zumeist gebotenen Turgorgrössen wird man im allgemeinen, wenigstens für Krystalloide, und also auch für die zur Plasmolyse nöthigen Lösungen dieser, Proportionalität zwischen Druck und Concentration ohne besonderen Fehler annehmen dürfen. Doch ist dieses in gegebenen Fällen nicht mehr zulässig, so z. B. nicht für die auf 50procentiger Traubenzuckerlösung erwachsenen Schimmelpilze, deren Turgor isosmotisch mit ungefähr 38% Natriumnitrat (= 45,1% Kaliumnitrat) gefunden wurde[2]).

---

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 64, 81, 175. — Versuche mit diosmirenden Körpern müssen natürlich andere Resultate ergeben.

2) Eschenhagen, Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen 1889, p. 22. — 45% Kaliumnitrat entwickeln unter Annahme von Proportionalität einen osmotischen Druck von 153 Atmosphären. Durch den hohen osmotischen Druck werden übrigens die Zellen dieser Pilze gesprengt, wenn sie direct aus dem concentrirten Nährmedium in Wasser übertragen werden.

Auch für die concentrirten Lösungen der Colloide, welche ja nur relativ geringen osmotischen Druck erzielen, dürfte besagte Proportionalität nicht mehr gelten und nach den wenigen Erfahrungen mit arabischem Gummi[1]) werden fernere Versuche erst zu entscheiden haben, ob nicht überhaupt bei colloidalen Körpern noch weitere Abweichungen bezüglich des Verhältnisses zwischen Concentration und osmotischer Leistung vorkommen.

So lange nicht besondere Umsetzungen oder Einflüsse in Betracht kommen, scheint in Gemischen (analog wie bei Gasen) der osmotische Druck der Summe der Leistungen der einzelnen Körper zu entsprechen[2]). Es gilt dieses auch für Colloide und deren Vereinigung mit Krystalloiden, somit auch für das Protoplasma, in welchem ausserdem die Existenz gequollener Massen die osmotische Leistung der gelösten Körper nicht hindert.

Nachdem ich empirisch eine gewisse Zunahme des Druckes mit der Temperatur gefunden hatte[3]), zeigte späterhin van't Hoff[4]), dass die in diesen freilich nicht zahlreichen Versuchen ermittelten Werthe recht gut den für Gase gültigen Beziehungen entsprechen, dass der osmotische Druck also proportional der absoluten Temperatur zunimmt. Demgemäss haben geringe Temperaturschwankungen keine sehr ansehnlichen Druckschwankungen zur Folge, denn ein osmotischer Druck von 100 muss nach diesen Gesetzen auf 103,67 steigen, wenn die Temperatur um 10° C. erhöht wurde. Ist aber dieses Gesetz für alle Lösungen gültig, so wird natürlich mit der Temperatur nicht das isosmotische Gleichgewicht zwischen zwei getrennten Lösungen gestört und demgemäss bleibt auch aus diesen Gründen das Volumen eines plasmolysirten Protoplasten mit der Temperaturschwankung unverändert, wie das Versuche Hamburger's[5]) mit weissen Blutkörperchen ergaben.

Insofern aber in Organismen der osmotische Druck sich in einem anderen Verhältniss mit der Temperatur ändert, müssen irgend welche

---

1) Pfeffer, l. c.

2) Pfeffer, l. c., p. 67. Vgl. auch diese Abhandlung p. 238.

3) Pfeffer, l. c., p. 83.

4) Zeitschrift f. physikal. Chemie 1887, Bd. I, p. 486.

5) Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Abtheilung Physiologie 1886, p. 476; 1887, p. 31. Vgl. van 'tHoff, l. c., p. 487.

Umstände mit eingreifen, mögen diese in Veränderungen der osmotisch wirksamen Substanzen, in eingeleiteter Exosmose oder in anderen Momenten zu suchen sein. In dieser Hinsicht hat die Prüfung dieser Fragen an lebendigen Organismen ein vielseitiges Interesse und die allerdings sehr unzureichenden Beobachtungen lassen vermuthen, dass der Turgor innerhalb günstiger Temperatur nur wenig mit dieser variirt, mit Temperaturextremen aber in manchen Objecten plötzlich schneller, also aus anderen als den statischen Verhältnissen, sinkt[1]).

Es ist hier keine Veranlassung, näher auf die physiologischen Methoden einzugehen, hinsichtlich deren ich auf de Vries[2]) verweise. Dem Wesen nach laufen diese Ermittelungen des osmotischen Druckes darauf hinaus, den Turgor ganz oder partiell aufzuheben (durch Plasmolyse, Welken, Tod oder auch durch Reizvorgänge) und das zur Wiederausdehnung auf die ursprüngliche Länge nothwendige Gewicht als Maass für die Turgorleistung zu benutzen[3]). Sofern nun diese Verkürzung, bei gerade vollständiger oder auch nur partieller Herabsetzung des Turgors, durch eine bekannte Lösung erzielt wurde, ist somit durch jenes spannende Gewicht auch die osmotische Leistung dieser Lösung bemessen. Ohne hier eine Kritik der dabei zu beachtenden Fehlerquellen geben zu wollen, sei nur darauf aufmerksam gemacht, dass z. B. nicht leicht diejenige Querschnittsfläche genau zu bestimmen ist[4]), auf welche der dehnende osmotische Druck thatsächlich wirkte, und ferner die Dehnbarkeit in Gewebecomplexen von Factoren abhängt, die sich mit sinkendem Turgor in einer nicht sicher bestimmbaren Weise ändern[5]). Immerhin würde es möglich sein, bei richtiger Auswahl der Objecte und kritischer Beachtung der Fehlerquellen ziemlich genaue Werthe für den osmotischen Druckwerth bestimmter Lösungen zu ermitteln.

Die seiner Zeit von mir angewandte physikalische Methode bedarf hier keiner Erörterung. Von den zu Bestimmungen benutzten krystalloiden Körpern diosmirte Rohrzucker, wenigstens in verdünnten Lösungen, nicht in merklicher Weise, während mit Kaliumnitrat und Kaliumsulfat, der Exosmose halber, die maximale Druckleistung in den Membranen aus Ferrocyankupfer nicht bestimmt werden konnten[6]). Übrigens dringt Salpeter auch

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 42, 275.

2) L. c., p. 529.

3) Vgl. auch Pfeffer, Physiologie I, p. 54 und Bd. II, p. 20.

4) Vgl. z. B. Pfeffer, Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 120.

5) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 17 und die dort citirte Literatur.

6) Osmot. Untersuchungen p. 48, 73. Tamman (Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F., p. 310) findet die Ferrocyankupfermembran für Kalisulfat impermeabel. Es ist dieses indess bei der geringen Durchlässigkeit für diesen Körper wohl mit meinen Befunden vereinbar.

durch die Plasmahaut und in manchen Pflanzen sogar in ziemlicher Menge (p. 285).

Um, wie es für die physikalische Chemie jetzt sehr erwünscht wäre, osmotische Drucke leicht und sicher bestimmen zu können, muss jedenfalls eine leichter und schneller zu handhabende Methode erstrebt werden und eine solche würde ebenso für Ermittlung relativer osmotischer Werthe von Bedeutung sein, da die plasmolytische Methode an lebenden Zellen immer nur begrenzte Genauigkeit bietet und nicht für alle Stoffe und Concentrationen anwendbar ist[1]. Beabsichtige ich auch nicht selbst ein solches Ziel ins Auge zu fassen, so können doch vielleicht einige Winke Anderen von Nutzen werden. Will man bei Thonmasse (Zellen oder Platten) als Widerlage bleiben, so dürfte die Anbringung von Glasurringen vortheilhaft sein, um, ohne Einkittung, die nöthigen Verschlussstücke, etwa mittelst Gummistopfen oder Gummiplatten, ansetzen zu können. Vielleicht lässt sich aber Pergamentpapiermasse, unter genügender Ausstreifung, vortheilhafter verwenden, insbesondere so lange es um geringere Concentrationen resp. Drucke sich dreht, die zunächst das Hauptinteresse bieten.

Am vortheilhaftesten dürfte es aber sein, wenn es gelänge, die diosmotische Absperrung durch eine Masse zu erreichen, welche, analog wie das Protoplasma, keine äusseren Membranogene bedarf, um sich in dauernder Continuität zu erhalten. Unter verschiedenen Möglichkeiten erinnere ich daran, dass genügend dünne Öllamellen vielleicht ausreichend durchlässig für Wasser sind und möglicherweise ist durch Ausbreitung von Öl, durch Herstellung von Häuten aus ölhaltigem Collodium u. s. w. ein solches Ziel zu erreichen. Für andere flüssige Medien mag auch Kautschuk von Bedeutung werden können. Die Herstellung genügender Widerlage und eine Beschleunignng der Messung, die bei geringeren Drucken zu offenen und einstellbaren Manometern greifen wird, kann in keinem Falle besondere Schwierigkeiten bieten.

Zur Bestimmung isosmotischer Werthe in Niederschlagsmembranen wurde von Tamman[2] in ingeniöser Weise der Schlierenapparat verwandt, doch dürfte auch diese Methode kaum zu allgemeinster Verwendung für chemische Zwecke geeignet sein.

---

1) Wie weit Ladenburg eine genügende Vereinfachung erreicht hat, ist aus der bisherigen Veröffentlichung (Berichte d. chem. Gesellschaft 1889, p. 1225) nicht zu ersehen.

2) L. c., p. 300. — Einige Versuche, den Schlierenapparat nutzbar zu machen, um z. B. die Orte des Stoffaustausches, die Abgabe von Wasserdampf, ätherischen Ölen u. s. w. näher zu bestimmen, führten zu keinem befriedigenden Resultat. Allerdings konnte ein ansehnlicher Austausch, wie solcher bei Verwundung, Plasmolyse u. s. w. erzielt wird, durch Schlieren erkannt werden, doch führte der langsamere Austausch von Wurzeln, selbst wenn diese aus ver-

Mit den in den Osmotischen Untersuchungen niedergelegten Studien war, neben der Aufdeckung des osmotischen Systems in der Zelle, der bisher unverständliche hohe osmotische Druck in Zellen auf physikalischen Boden gestellt. Mit Bezug auf die Qualität der bewirkenden Stoffe hatte sich für Krystalloide eine hohe, für Colloide eine relativ geringe osmotische Leistung ergeben und ferner liess sich aus den Erfahrungen ableiten, dass zwar im Allgemeinen bei gleicher Concentration schneller diffundirende Körper einen höheren osmotischen Druck erzielen, als langsamer diffundirende, jedoch eine Proportionalität zwischen Diffusionsconstanten und osmotischem Druck nicht besteht[1]).

Musste demgemäss, ebenso wie bezüglich der Diffusion, irgend eine Beziehung zwischen der Molekulargrösse der gelösten Stoffe und den hiermit verknüpften Functionen mit Sicherheit erwartet werden, so würden doch erst von DE VRIES[2]) die wahren Beziehungen zum Molekulargewicht aufgedeckt.

Aus ausgedehnten Studien über die Concentrationen verschiedener Stoffe, welche gleiche plasmolytische Wirkung an Pflanzenzellen erzielen, ermittelte DE VRIES (l. c.) dass die isotonischen (isosmotischen) Coefficienten 2, 3, 4 und 5 die relativen osmotischen Leistungen äquimolekularer[3]) Lösungen ausdrücken. Ein Körper welchem, wie Zucker, der Coefficient 2 zukommt, wird also nur $^2/_3$ der osmotischen Leistung des Salpeters (Coefficient 3) erzielen, wenn Lösungen ange-

---

dünnten Lösungen zur Deckung der Transpiration der Pflanze ansehnliche Wassermengen aufzunehmen hatten, keine genügend hervortretenden Lichtbrechungsdifferenzen in dem anstossenden Medium herbei. Übrigens genügte das von mir benutzte Instrument bezüglich der Empfindlichkeit den höchsten von TÖPLER (POGGENDORF's Annalen 1867, Bd. 131, p. 33) gestellten Anforderungen. — Über Verbindung des Schlierenapparates mit dem Mikroskop vgl. LEHMANN, Molekularphysik Bd. I, p. 11; EXNER, Zeitschrift f. Instrumentenkunde 1886, p. 139 und SEIBERT, ebenda 1882, p. 92.

1) PFEFFER, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 52, 61, 76 u. s. w. — Die Gründe für diese Abweichung können hier nicht entwickelt werden. Vgl. übrigens LOTHAR MEYER, Die modernen Theorien d. Chemie 1883, IV. Aufl., p. 315; LADENBURG, Handwörterbuch d. Chemie 1885, Bd. 3, p. 285. Ferner z. B. NERNST, Zeitschrift f. physik. Chemie 1888, Bd. II, p. 613 u. a.

2) Jahrbücher f. wiss. Botanik 1884, Bd. XIV, p. 427.

3) Über diese vgl. z. B. OSTWALD, Grundriss d. allgem. Chemie, p. 138.

wandt werden, welche in Grammen je 0,1 Molekulargewicht im Liter enthalten[1]). Solche Relationen waren bereits, besonders für die Gefrierpunktserniedrigung, durch Raoult bekannt[2]) und haben sich mehr und mehr für diese, sowie für Dampfspannung, Siedepunkt, elektrische Leitungsfähigkeit ergeben, so dass alle diese Eigenschaften als verschiedene Äusserungen der in der Lösung der Körper gebotenen Verhältnisse, resp. der Zahl der Molekeln im Volumen erscheinen.

Die nähere Aufhellung dieser Erscheinungen und Beziehungen aus den allgemeinen Eigenschaften der Materie muss der physikalisch-chemischen Forschung überlassen bleiben[3]) und kann nicht Aufgabe der Physiologie sein, die in dem schon angedeuteten Sinne zunächst mit Thatsachen zu rechnen und die Erfahrungen der Hülfswissenschaften sich dienstbar zu machen hat. Die besonders seit Dutrochet zunächst mehr geahnte als klar erkannte hohe Bedeutung der diosmotischen Vorgänge für pflanzliche und animalische Organismen macht aber sehr wohl verständlich, dass die Kenntniss der diosmotischen und osmotischen Vorgänge wesentlich den aus physiologischer Anregung entstandenen Studien entstammt[4]). Dieses gilt ebenso für den osmotischen Druck und die Beziehung der relativen osmotischen Leistung zum Molekulargewicht.

Die relative Leistung kennzeichnet natürlich für sich nicht den osmotischen Druck, der in der besprochenen Weise ermittelt wurde und natürlich für isosmotische Lösungen denselben Werth hat. Speciell

---

1) Näheres vgl. de Vries, l. c., p. 511.

2) Vgl. dazu de Vries, l. c., p. 521. — Ferner van't Hoff, Zeitschrift f. physikal. Chemie 1887, Bd. I, p. 493 und ebenda 1889, Bd. III, p. 198; Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie 1889, p. 132 ff. nnd 271 ff.; de Vries, Zeitschrift f. physik. Chemie 1889, Bd. III, p. 109; Tamman, Annal. d. Physik u. Chemie 1888, N. F., Bd. 34, p. 315. — Natürlich kann umgekehrt aus der relativen oder absoluten osmotischen Leistung auf das Molekulargewicht im gelösten Zustand geschlossen werden, wie das auch schon von de Vries u. A. geschah.

3) Ich gehe demgemäss hier auch nicht auf die Annahme von Dissociationen ein, die nöthig sind, um die besagten Eigenschaften der Lösungen in Einklang mit Avogadro's Gesetz zu bringen. Vgl. übrigens Ostwald, Grundriss d. physik. Chemie 1889, p. 273, 284. — Bezüglich der Abweichungen der Chloride der Erdalkalien siehe auch van't Hoff, Zeitschrift f. physik. Chemie 1889, Bd. III, p. 198.

4) Historisches vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 96.

mit Rücksicht auf den zähflüssigen Protoplasmakörper wurde von NÄGELI[1]) in fundamentaler Hinsicht klar erkannt, dass eine plasmolysirende Lösung in solchem relativen Sinne die osmotische Leistung des Zellsaftes bemisst und dass, der ungleichen Leistungsfähigkeit entsprechend, zur Erzielung gleicher Plasmolyse an derselben Zelle von verschiedenen Stoffen Lösungen entsprechend ungleicher Concentration nöthig sind. Den Principien nach wurden diese Fragen mit Bezug auf das osmotische System, die Volumschwankungen in den einzelnen Gliedern dieses und sonstige Verhältnisse späterhin auch von mir[2]) behandelt. Eine annähernde empirische Ermittlung relativ osmotischer Werthe hatte schon früher DE VRIES[3]) begonnen, der späterhin[4]) in weiterer Ausführung und Präcisirung solcher Versuche, wie schon gesagt, auch die Beziehung der osmotischen Leistung zum Molekulargewicht erkannte.

Ergiebt sich bei Verwendung differenter Pflanzen dieselbe Scala für die relative osmotische Leistung ungleicher Körper, so darf man, wie ich früher erörterte, mit Bezug auf den Druck, auf osmotische Gleichwerthigkeit der Plasmamembrane der Pflanzen schliessen und durch die entsprechenden von DE VRIES erhaltenen Resultate ist demgemäss solche Gleichwerthigkeit für die Plasmahaut wahrscheinlich gemacht worden. Allgemeinheit aber erhält dieser Schluss erst mit dem in dieser Arbeit geführten Nachweis, dass die Qualität der Haut, so lange Diosmose nicht stattfindet, keinen Einfluss auf die Höhe des osmotischen Druckes hat. Erst damit ist es auch zulässig, nach den physikalischen Resultaten die Druckhöhe in lebenden Zellen genau zu bemessen, was sachgemäss nicht zulässig war, so lange an einen Einfluss der abschliessenden Haut geglaubt wurde[5]).

Die Turgorhöhe wird natürlich durch die zur eben merklichen Plasmolyse nöthige Concentration von Zucker, Salpeter oder irgend

---

1) Pflanzenphysiol. Untersuchungen 1855, I, p. 22 ff. (vgl. z. B. p. 24 und 31). Dass NÄGELI noch nicht das Wort »Plasmolyse« benutzte, thut natürlich nichts zur Sache.

2) l. c., p. 77 und diese Abhandlung p. 291.

3) Sur la pérmeabilité du protoplasma etc. Archives Néerlandaises 1871, Bd. VI, p. 7 des Separatabdrucks.

4) Jahrb. f. wiss. Botanik 1884, Bd. XIV, p. 427.

5) Vgl. PFEFFER, l. c., p. 178.

einem anderen Stoff immer bestimmt, wenn nur die osmotische Druckleistung des Körpers irgendwie direct oder relativ, d. h. nach isosmotischer Wirkung, bekannt ist. Auch nur auf Grund solcher empirisch festgestellten Relationen war die Beziehung zwischen osmotischem Druck und Molekulargewichtsverhältnissen zu folgern; mit dieser Abstraction ist aber eine in vieler Hinsicht sehr wichtige Erkenntniss gewonnen. Abgesehen von der allgemeinen wissenschaftlichen Bedeutung sei hier in physiologischer Hinsicht nur daran erinnert, dass sich die osmotische Leistung für noch nicht geprüfte Stoffe zumeist voraussagen lässt und in jedem Falle die empirische Bestimmung, die gewöhnlich nur das Molekulargewicht oder ein Multiplum dieses zu beachten hat, sehr vereinfacht wird. Weiter ergiebt sich aus den Erfahrungen, dass Säure und Metall in verschiedenen Verbindungen denselben partiellen Coefficienten bewahren und demgemäss eine gewöhnliche wechselseitige Umsetzung keine Druckänderung erzielt, denn diese bleibt z. B. dieselbe, ob in der Lösung Kaliumnitrat und Chlorcalcium oder Kaliumchlorid und Calciumnitrat angenommen werden[1]). Diese und andere Verhältnisse werden jedenfalls am übersichtlichsten und anschaulichsten, wenn wir mit van't Hoff die Hypothese Avogadro's auf die Lösungen ausdehnen. Dem entsprechend befindet sich in isosmotischen Lösungen (analog wie bei gleichem Gasdruck) die gleiche Anzahl von Molekeln und sofern der osmotische Druck dem für den ungelösten Körper angenommenen Molekulargewicht nicht entspricht, ist dieses (ebenso wie in Gasen) durch Dissociation oder durch Molekularvereinigungen zu erklären, durch welche die Zahl der Molekeln vermehrt oder vermindert wurde[2]).

Abgesehen von Zufuhr oder Abfuhr von Stoffen werden aber auch durch einfache Umsetzungen oder molekulare Vereinigungen in der lebenden Zelle Variationen des osmotischen Druckes erzielt werden und in dieser Hinsicht bestehen die diesbezüglichen Erwägungen

---

1) Vgl. de Vries, l. c., 519.

2) Vgl. z. B. Ostwald, Grundriss d. physikal. Chemie 1889, p. 52, 131. Ferner die citirten Arbeiten von van't Hoff, Nernst u. s. w. — Die an die Molekulartheorie sich anschliessenden osmotischen Leistungen gehören demgemäss zu den von Ostwald (l. c., p. 57) colligativ genannten Eigenschaften.

in den Osmotischen Untersuchungen (p. 185) zu vollem Rechte[1]). Wie eine unlösliche Ausscheidung, wird im Allgemeinen die Umwandlung eines Krystalloids zu einem Colloid, das wahrscheinlich als irgend ein Aggregat von Molekeln aufzufassen ist, eine Verminderung, der umgekehrte Process aber eine Steigerung des osmotischen Druckes herbeiführen[2]). Bei dem zum Theil unbekannten Complex in der lebenden Zelle kann man keineswegs aus der Existenz eines Stoffes seine molekularen Verhältnisse in Lösung voraussagen und die diesbezüglichen Andeutungen, welche bei Besprechung der Stoffanhäufung gemacht wurden (p. 287), kommen ebenso für die osmotische Druckleistung in Betracht.

Bei Kenntniss der Zusammensetzung des Zellsaftes wird aber bei Vergleich der Summe der Einzelleistungen und der osmotischen Gesammtleistung in der lebenden Zelle eine Entscheidung darüber möglich sein, ob innerhalb der letzteren durch besondere Vereinigungen die Zahl der Molekeln, resp. der Molekelcomplexe vermehrt oder vermindert wird. In dieser Fragestellung wurden Versuche noch nicht mit ausreichender Genauigkeit und Umsicht angestellt, doch scheinen nach Experimenten von de Vries[3]) in den von diesem benutzten Pflanzen die osmotischen Drucke im lebenden Organismus der Summe der Leistung der isolirten Bestandtheile zu entsprechen. Solche Versuche, in denen bei der Auspressung der Säfte zuvor räumlich getrennte Stoffe gemischt werden, können naturgemäss nur angenäherte Werthe geben und ausserdem ist in der aufgeworfenen Frage eine Verallgemeinerung einiger Erfahrungen nicht zulässig. Im Allgemeinen ist aus der erfahrungsgemäss recht verschiedenen Zusammensetzung der Säfte zu folgern, dass die hauptsächlichste osmotische Leistung nicht immer von denselben Stoffen erzielt wird[4]). Dieses

---

1) Über Colloide vgl. auch van Bemmelen, Beibl. z. d. Annal. d. Physik u. Chemie 1889, Bd. 13, p. 63; Paternó, Zeitschrift f. physikal. Chemie 1889, Bd. IV, p. 456.

2) Da nur gelöste Körper osmotisch wirken, so ist für die Leistungen eines Körpers in der Pflanze nicht schlechthin der Anfangs- und Endzustand, wie in der Verbrennung, massgebend. Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 2.

3) l. c., p. 563.

4) Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 55. — Die historische Angabe von de Vries (l. c., p. 538), dass allgemein der Glycose der Hauptantheil an der Turgorwirkung eingeräumt worden sei, ist demgemäss unrichtig.

geht auch im näheren aus den Versuchen von de Vries (l. c.) hervor, welche unter geschickter Verwerthung der ermittelten isotonischen Coefficienten ausgeführt wurden.

Kannte auch schon Dutrochet[1]) Dehnungen in Geweben durch osmotische Leistungen und deren Aufhebung durch Salzlösungen, so war doch eine bestimmte Einsicht in die bezügliche Zellmechanik erst nach näherer Kenntniss des Protoplasmakörpers und des Aufbaus der Zelle überhaupt möglich. Als diese Erkenntniss angebahnt war, entwickelte Nägeli[2]) in ausgezeichneter Weise die ersten Fundamente für das Verständniss der diosmotischen und osmotischen Vorgänge in der lebenden Zelle. Nachdem hiervon mit Rücksicht auf die Diosmose schon früher (p. 242) die Rede war, sollen hier auch bezüglich der osmotischen Leistungen einige historische Bemerkungen folgen, da die bahnbrechende Arbeit Nägeli's sich keineswegs gebührender und historisch correcter Würdigung erfreut.

In vollster Klarheit erkannte Nägeli (p. 21 ff.), dass der zähflüssige Protoplasmakörper für die osmotische Leistung massgebend ist und durch diese der Protoplast gegen die Zellhaut gepresst wird. Indem Nägeli weiter darthat, dass die Zellhaut zur Erreichung des Gegendruckes eine entsprechende Dehnung[3]) erfährt und durch die Spannung an Straffheit gewinnt, entwickelte er damit die Grundzüge des Turgors (vgl. 297). Bemerkt ist vorhin (p. 313) schon, dass Nägeli die plasmolytischen Vorgänge und die darnach zu bemessenden osmotischen und isosmotischen Verhältnisse im Princip richtig darlegte. Mit Bezug auf diese Fundamente hat es keine Bedeutung, dass Nägeli den osmotischen Druck anscheinend zu gering schätzte und als Regel einen gegenseitigen Austausch von Salz und Wasser anzunehmen scheint, obgleich er thatsächlich als Erster für gewisse Inhaltsstoffe die Unfähigkeit zu diosmiren sicher nachgewiesen hatte. Denn an dem Wesen der Sache wird damit eben so wenig geändert, wie mit dem nachträglichen Nachweis, dass der vielfach zu plasmolytischen Bestimmungen benutzte Kalisalpeter doch in etwas diosmirt und eben so wenig hat die Behandlung des Protoplasten als Ganzes für die allgemeine Fundamentirung Bedeutung.

Offenbar haben die unrichtigen und unklaren Vorstellungen Hof-

---

1) Mémoires d. végétaux et des animaux, Brüsseler Ausgabe 1837, p. 228; vgl. ausserdem ibid. p. 13 ff.

2) Pflanzenphysiol. Untersuchungen 1855, I, p. 1—35.

3) Auch die specifisch ungleiche Elasticität und Dehnbarkeit wurde richtig beurtheilt und u. a. auch bemerkt (p. 24): »Im Allgemeinen lässt sich vielleicht sagen, dass die Dehnbarkeit der Membran in geradem Verhältniss zu ihrer Jugend und im umgekehrten Verhältniss zur Dicke steht.« — Vgl. dazu die nicht correcten historischen Bemerkungen bei de Vries, Unters. über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung 1877, p. 41.

meister's[1]) über die Imbibition der Zellwände als Ursache der Spannungen und verschiedener vitaler Bewegungsvorgänge vielfach hemmend gewirkt und auch, trotz der Kraftmessungen in Dehnungsversuchen, die frühzeitigere Erkennung der sehr hohen osmotischen Druckkräfte in der Zelle verhindert. Dagegen trugen Nägeli und Schwendener[2]) durch präcise und klare Auseinandersetzungen sehr zur Klärung der hier in Betracht kommenden fundamentalen Fragen bei, ebenso auch Sachs[3]), der, ohne gerade für das Wesen der osmotischen Spannung neues zu liefern, den Turgor in seiner Bedeutung, insbesondere für das Wachsen hervorhob und damit den Anstoss für verschiedene sich anschliessende Untersuchungen gab.

In Untersuchungen über Bewegungsvorgänge erkannte ich[4]) dann, dass durch rein osmotische Leistungen, also unabhängig von irgend einer Imbibitionsänderung der Zellwand, in den Zellen unerwartet hohe Drucke zu stande kommen. Dieses gab mir, wie schon (p. 299) bemerkt wurde, Veranlassung, das damit aufgeworfene physikalische Problem aufzuhellen und im Verein hiermit das osmotische System und die damit verknüpften Verhältnisse in der Zelle zu präcisiren. Überhaupt war es in den Osmotischen Untersuchungen (1877) mein Streben, die fundamentalen Fragen bezüglich der osmotischen Druckzustände zu klären und so den Boden für diejenigen ferneren Studien zu ebnen, welche mit diesen Factoren zu rechnen haben. Die damals entwickelten allgemeinen Erwägungen bestehen auch heute noch zu vollem Rechte, abgesehen von der physikalisch unrichtigen und erst in dieser Abhandlung richtig gestellten Voraussetzung, nach welcher, ohne Diosmose, der Qualität der abschliessenden Haut ein Einfluss auf den osmotischen Druck zugestanden wurde.

Gleichzeitig mit den Osmotischen Untersuchungen erschien eine Untersuchung von de Vries[5]), in welcher in Anlehnung an die von Sachs ausgesprochene Bedeutung des Turgors für das Wachsen, die durch osmotische Spannung erzielte Dehnungsgrösse in den verschiedenen Wachsthumszonen

---

1) Vgl. die Zusammenfassungen in Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

2) Mikroskop, I. Aufl., 1867, p. 376, 410 u. s. w.

3) Lehrbuch d. Botanik 1868, I. Aufl., p. 510; 1873, III. Aufl., p. 699.

4) Physiologische Untersuchungen 1873, p. 119 ff. Periodische Bewegungen 1875, p. 111. — Wie der unerwartet hohe osmotische Druck Veranlassung gab in Erwägung zu ziehen, ob nicht die Messungsmethode zu hohe Werthe liefere, ist aus Osmot. Untersuchungen 179, Anmerkung zu ersehen.

5) Untersuchungen über die mechanischen Ursachen d. Zellstreckung 1877. Die Einwirkung von Salzlösungen zur Aufhebung der osmotischen Dehnungen in Geweben wurde zuerst von Dutrochet benutzt (vgl. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 20). Von der ferneren physiologischen näheren Aufklärung durch Nägeli war vorher die Rede.

ermittelt wurde. Dabei wurde zugleich die Existenz hoher osmotischer Spannungen bestätigt (l. c., p. 118). Späterhin wurde dann von de Vries[1]) an lebenden Zellen die relativ osmotische Leistung verschiedener Stoffe näher bestimmt und aus den Erfahrungen, wie schon mitgetheilt (p. 311), die wichtige Beziehung der relativen osmotischen Leistung zu dem Molekulargewicht abgeleitet. Im Anschluss fand auch auf Grund früherer Erfahrungen die absolute osmotische Druckleistung für gegebene Stoffmengen die schon (p. 306) besprochene angenäherte physikalische Bestimmung.

Die Physiologie hat zunächst mit den Thatsachen zu rechnen und kann die Ausbildung der theoretischen Seite des osmotischen Druckes in dem allgemein (p. 301) gekennzeichneten Sinne der physikalisch-chemischen Forschung überlassen. Jedenfalls ist aber für die fernere Entwicklung aller den osmotischen Druck betreffenden Fragen von der allerhöchsten Bedeutung die Theorie van't Hoff's[2]), nach welcher, wie bemerkt, die gelösten Molekeln in ihrem Lösungsmedium sich wie die Gasmolekeln im Raume bewegen und wie diese kinetisch den osmotischen Druck erzeugen, der demgemäss ebenfalls dem Boyle-Mariotte'schen Gesetz, so wie der Hypothese Avogadro's zu folgen hat.

In jedem Falle bedarf es aber eines Lösungsmediums, um osmotische Leistung zu ermöglichen und in einer Zelle kann der osmotische Druck nur durch entsprechenden Eintritt von Wasser (oder eines anderen Lösungsmediums) als Spannung zur Geltung kommen. Es besteht übrigens ein analoges Verhältniss, wenn man sich etwa Stickstoff in ein Gefäss eingeschlossen denkt, dessen Wandung dieses Gas nicht durchlässt, wohl aber umgebenden Wasserstoff, der somit bis zur Herstellung beiderseitigen Gleichgewichts eindringt. Als einen Gleichgewichtszustand zwischen Einstrom und Ausstrom der durchlässigen Flüssigkeit kann man also in mechanischer Hinsicht bei jeder Hypothese den osmotischen Druck betrachten und in die Rechnung einführen. Als Ursache des Eintriebs des Wassers hat auch schon Fick[3]) allein die molekularen Bewegungen der Wassertheile vermuthungsweise angesprochen, aber natürlich mit solcher Abstraction von anziehenden Wirkungen der Salztheile noch nicht den osmotischen Druck als eine rein kinetische Leistung der gelösten Molekeln erklärt.

Wenn diese Hypothese van't Hoff's auch fernerhin mit den Thatsachen vereinbar bleibt, wird sie jedenfalls am einfachsten und durchsichtigsten die Verhältnisse des osmotischen Druckes übersehen lassen. Diese kinetische

1) Jahrb. f. wiss. Botanik 1884, Bd. 14, p. 427. — Über Genesis und Bedeutung der Plasmahäute vgl. diese Abhandlung p. 244.

2) Zeitschrift f. physikal. Chemie, 1887, Bd. I, p. 481; Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie 1889, p. 129.

3) Medicinische Physik 1885, III. Aufl., p. 36. Auch schon ebenda 1866, II. Aufl., p. 36.

Theorie lässt natürlicherweise, ebenso wie bei Gasen, einen veränderten Zustand der Zusammensetzung und der Beweglichkeit an der Contactfläche mit der Haut zu und ebenso die Mitwirkung der von der Haut ausgehenden Molekularkräfte bei Einleitung und Abspielung der diosmotischen Bewegung[1]). Als nothwendig kann freilich die kinetische Theorie zur Zeit nicht gefordert werden, denn bei aller Übereinstimmung gewisser Grössen mit der kinetischen Hypothese können doch immer noch Gasdruck und osmotischer Druck ihrem Ursprung nach verschieden sein[2]). Dieses ist ebenso bezüglich Gefrierpunktserniedrigung, Dampfspannung, elektrischer Leitfähigkeit und anderer Werthe zu beachten, deren mit dem osmotischen Druck gleichwerthige Relationen alle diese Eigenschaften als Äusserungen der allgemein in einer Lösung gebotenen Verhältnisse erscheinen lassen. Die übereinstimmende Beziehung zum Molekulargewicht lässt aber die Abweichungen[3]) bei jeder Theorie kaum anders als durch eine Verminderung oder Vermehrung der in Lösung befindlichen Molekeln durch irgend eine Dissociation oder Association erklärlich erscheinen. Zweifel kann aber wohl nie darüber sein, dass Diffusionsbewegung und osmotischer Druck aus gleichen Ursachen entspringen, und die mangelnde Proportionalität zwischen den Constanten beider ist unter den in Lösung gebotenen Verhältnissen verständlich, gleichviel welche bewegenden Kräfte im Spiele sind[4]).

---

1) Der Einfluss solcher Molekularkräfte auf Diosmose und die Constitution der Lösung an der Contactfläche mit der Haut ist seiner Zeit (Osmot. Untersuchungen p. 32) im Anschluss an bestehende Anschauungen mit dem ausdrücklichen Bemerken behandelt, dass es für die osmotischen Thatsachen ohne Bedeutung ist, wie man sich z. B. die abschliessende Haut im näheren aufgebaut denkt. Wäre mir nicht erst nach Abschluss der eben genannten Abhandlung die Nägeli'sche Bezeichnung Micell bekannt geworden (vgl. l. c., p. 150, Anmerkung), so würde ich auch nicht als synonym mit Molekülverbindung das Wort Tagma gewählt haben, wenn dieses auch einen weiteren Sinn hat, als Micell, womit nur eine besondere Art von Molekülverbindung gemeint ist (vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 13).

2) Vgl. Pupin, der osmotische Druck und seine Beziehung zur freien Energie 1889, z. B. p. 41; Bredig, Zeitschrift f. physikal. Chemie 1889, Bd. IV, p. 444; Lothar Meyer, Zeitschrift f. physikal. Chemie 1890, Bd. 5, p. 23. van't Hoff, ebenda, p. 174. Wie immer übrigens die theoretische Erklärung ausfallen mag, so ist doch kein Grund die Bezeichnung »osmotischer Druck« fallen zu lassen.

3) Nach Entwickelungen von Noyes (Zeitschrift f. physikal. Chemie 1890, Bd. V, p. 53) dürften die Abweichungen des osmotischen Druckes von den Gasgesetzen nicht erheblich sein.

4) Vgl. die p. 311 citirten Arbeiten.

IX. Blicke auf Druckwirkungen als Ursache einiger Bewegungen.

Mit dem Vorhandensein gelöster Stoffe ist unbedingt auch eine entsprechende osmotische Leistung in der Zelle gegeben, welche, sofern sie nicht durch eine isosmotische Gegenwirkung im Aussenmedium äquilibrirt wird, als osmotischer Druck zur Geltung kommt. Demgemäss bedingt die Existenz gelöster Stoffe eine gewisse osmotische Leistung, welche freilich in Primordialzellen, bei der geringen Cohäsion des Protoplasmas, nur geringe Werthe erreichen kann. In den Vacuolen der Primordialzellen ist aber der osmotische Druck eine Bedingung für die Existenz (p. 295), während in dem Protoplasma selbst, auch in dem hautumkleideter Zellen, das Vorhandensein gelöster Stoffe und damit osmotische Leistung nach unsern heutigen Kenntnissen nicht als absolut nothwendig gefordert werden kann. Jedenfalls ist aber eine erhebliche osmotische Spannung keine so allgemein unerlässliche Bedingung für die Functionstüchtigkeit und Erhaltung der Organismen, wie der für die Ernährung unentbehrliche diosmotische Austausch, und ein osmotischer Druck, welchem die Gegenwirkungen des Protoplasmas nicht mehr gewachsen sind, fehlt in Primordialzellen und überhaupt in Zellen, deren Protoplast einer fremden Widerlage nicht angepresst ist. In den hautumkleideten Zellen pflegt aber bekanntlich normalerweise ein hoher osmotischer Druck zu bestehen, welchem die gespannte Zellhaut entsprechenden Gegendruck zu leisten hat. Wo aber solcher Turgor vorhanden, ist dieser gewöhnlich ein wesentlicher Factor, welcher für die Realisirung oder für das richtige Ausmaass einzelner der normalen Functionen mehr oder weniger und öfters entscheidend in Betracht kommt. Dieserhalb kann der Turgor für die Fortdauer der Zelle ganz unentbehrlich sein, wenn auch zunächst mit Aufhebung des Turgors noch verschiedene Thätigkeiten des Organismus fortdauern.

Um allgemein und im concreten Falle die Bedeutung der osmotischen Leistungen nach Entstehung, Änderung, Leistung u. s. w. sachgemäss studiren und würdigen zu können, ist natürlich und vor allen Dingen die allgemeine Kenntniss des Wesens der Sache noth-

wendig. Dieses Ziel war es, das ich sowohl bezüglich der physikalischen Fundamente, als auch mit Rücksicht auf die in der Zelle bestehenden Verhältnisse in den Osmotischen Untersuchungen, und ergänzend in dieser Abhandlung, in erster Linie im Auge hatte. Sobald es sich aber um causale Erklärung bestimmter vitaler Vorgänge handelt, ist unter allen Umständen die Berücksichtigung der gesammten bewirkenden Ursachen geboten, da im Allgemeinen der Turgor immer nur einer der mitspielenden Factoren ist. Dieserhalb ist aber auch einem Studium der vitalen Erscheinungen als solcher, mit Rücksicht auf das gesammte Causalverhältniss, einer monographischen Behandlung des Turgors, in seiner Bedeutung für die verschiedenen vitalen Vorgänge, bei der heutigen Sachlage der Vorzug zu geben, da solche specielle Bezugnahme auf einen Factor erfahrungsgemäss nur allzuleicht zu einer einseitigen Überschätzung dieses und damit gar oft zu unzutreffenden Deutungen der thatsächlichen Vorgänge führt.

Bei aller Bedeutung der Wechselwirkung der Organe und der einzelnen Bausteine in Geweben führt doch die causale Aufhellung schliesslich auf Vorgänge in der einzelnen Zelle und mit Bezug auf diese sind auch zunächst die fundamentalen Verhältnisse des Turgors zu behandeln. In der Zelle ist wiederum das mit der räumlichen Trennung geschaffene osmotische System in schon besprochener Weise und des weiteren zunächst die Qualität und Quantität der gelösten Stoffe nach osmotischer Leistung und ihrer Herkunft zu beachten. Dem bestimmten Stoffe kommt natürlich stets dieselbe osmotische Leistungsfähigkeit zu, gleichviel ob er durch Stoffmetamorphosen in der Zelle entstand oder von aussen kam und auf irgend eine Weise in der Zelle gespeichert wurde.

Im Allgemeinen ist tieferer oder leichterer Stoffumsatz für Erzielung und Regulation des Turgors nothwendig und falls auch durch mechanische Arbeit des Protoplasten gelöste Körper unverändert ins Innere geführt und gespeichert werden sollten (p. 283), ist offenbar die hierzu nöthige Arbeitskraft durch die Athmung oder durch andere entsprechende chemische Umsetzungen zu liefern. Entstammt nun auch die osmotische Leistung nicht direct chemischen Processen, so sind diese doch zur Herbeischaffung der bewirkenden gelösten Körper und auch zur Erzeugung des in der Zelle gebotenen osmotischen

Apparates nothwendig und insofern hängt alle osmotische Leistung von chemischer Energie ab, welche in der Technik wie in dem Naturhaushalt ausgedehnt in Betracht kommt und auch in dem Organismus nothwendige Betriebskraft liefern muss. Dabei kann aber der grösste Theil der Arbeitskraft der Pflanze, wie es thatsächlich und speciell mit Rücksicht auf Wachsthum und äussere Arbeit zuzutreffen scheint, zunächst aus osmotischen Leistungen hervorgehen. Mit Rücksicht auf diese von der Qualität und der Löslichkeit abhängige Energieentwickelung ist aber sofort klar, dass nicht schlechthin die Verbrennungswärme und die alleinige Beachtung von Anfangs- und Endzustand ein richtiges Maass für die Leistungsfähigkeit eines Stoffes im Organismus geben kann[1]). Übrigens ist wiederum die kinetische Theorie des osmotischen Druckes am besten geeignet, um die angedeuteten Verhältnisse am einfachsten übersehen zu können.

Mit dem Zustandekommen osmotischer Leistungen sind auch die Bedingungen gekennzeichnet, unter denen sich jene ändern können und ändern müssen. Wie der Eintritt oder die Production eines Körpers eine Erhöhung, muss jede Entfernung eines Stoffes eine Senkung des Turgordrucks zur Folge haben, und wenn diese Entfernung durch Exosmose geschieht, wird dieser Körper, sofern er in der Zellhaut verbleibt, wie jeder in dieser imbibirte Körper, eine der isosmotischen Wirkung entsprechende Verminderung des Turgors erzielen. Auch jede Stoffumwandlung, welche weniger wirksame Stoffe schafft, hat unvermeidlich Herabdrückung des Turgors zur Folge, mag es sich nun um Entstehung unlöslicher Körper oder um Formirung weniger wirksamer Stoffe, resp. weniger zahlreicher Molekeln oder Molekelaggregate handeln. Mit grosser Schnelligkeit solchen Wechsels wird aber auch eine schnelle Turgorschwankung erzielbar.

Bei der Aufhellung solcher Vorgänge ist natürlich auch im näheren der Ort im osmotischen System zu bestimmen, an welchem sich der Wechsel vollzieht. Kommt aber für irgend einen Vorgang nur die durch den Turgor erzielte mechanische Leistung in Betracht, so ist es für die nächste mechanische Einsicht selbstverständlich ausreichend, wenn diese Turgorkraft nach Intensität und zeitlichem Wechsel bestimmt ist.

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 1; Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 112.

Erhaltung und Wiederherstellung des Turgors in allem Wechsel fordern aber nothwendig eine zweckentsprechende Selbstregulation. Nur so ist es z. B. möglich, dass in wachsenden Zellen, auch wenn diese (und ihre Descendenten) das 10fache Volumen erreichen, dennoch sich annähernd derselbe Turgor erhält und zwar ebensowohl wenn das Wachsthum, und mit ihm die entsprechenden Reactionen, sich langsam oder schnell abspielen. Analoges gilt für die Accommodation von Schimmelpilzen (und ebenso anderer Pflanzen) an gesteigerte Concentration der umgebenden Lösung, eine Accommodation, welche auch bei Nichtaufnahme des gelösten Stoffes, durch entsprechende Production osmotisch wirksamer Körper im Innern der lebenden Zelle erreicht wird[1]. Ferner zählt z. B. hierher die schnell verlaufende Wiederherstellung des Turgors nach rapider Reizsenkung bei Mimosa, Staubfäden der Cynareen u. s. w.[2]. Bei solchem schnellen Verlaufe tritt die zur Ausgleichung und zur Wiederherstellung des früheren Gleichgewichts führende Gegenreaction besonders auffällig hervor. Doch beruht überhaupt das Wesen der für den Organismus so unentbehrlichen und allgemein thätigen Selbstregulation — mag es sich um Stoffwechsel oder Kraftwechsel handeln — auf Erweckung compensirender Processe in Abhängigkeit von den betreffenden Vorgängen, mögen nun diese auf die eigene Zelle oder auf weit entfernte Organe rückwirken[3].

Der nähere Zusammenhang der Selbstregulation des Turgors bleibt freilich noch zu ermitteln. Es gilt dieses schon hinsichtlich der zur mechanischen Ausführung nothwendigen Herbeischaffung osmotisch wirksamer Stoffe, mögen diese nun in näher zu bestimmenden Metamorphosen oder durch Aufnahme von aussen gewonnen werden. Zur Erzielung solcher Regulation bedarf es aber weiter

1) Eschenhagen, Über den Einfluss verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen 1889.

2) Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 186, 192; Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 142.

3) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge 1889, p. 91. — Hering (Centralblatt f. Physiologie 1889, p. 464) stellt solche Reactionen und Gegenreactionen (die man auch als Destruction und Restruction bezeichnen kann) als Assimilation und Dissimilation gegenüber. Gaskell verwandte die Bezeichnungen Anabolismus und Catabolismus.

eines Anstosses, der in den mit dem osmotischen Druck zusammenhängenden Umständen gegeben sein muss, ohne dass sich bis dahin sagen liesse, ob in dem Mangel resp. dem Überschuss der gelösten Stoffe oder in dem Druck die innere Reizursache zu suchen ist. Wenn auch der in Zellen herrschende hydrostatische Druck vielleicht direct keinen sehr erheblichen Einfluss auf die Stoffwechselprocesse hat[1]), so ist doch z. B. für Mimosa pudica, Ranken u. s. w. bekannt, dass eine geringe von aussen kommende Druckwirkung als Reiz wirken kann.

Auf diesem Gebiete eröffnet sich ein weites Feld für künftige Forschung, welche sicherlich die verschiedensten Combinationen aufdecken wird, in denen auch der gegenseitigen Beeinflussung von Zellen und Organen eine Rolle zufällt. Allgemein gehört hierher die Regulation bei Umsatz und Anhäufung von Stoffen, mag dabei specifische Qualität oder Quantität der Stoffe entscheiden. Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse ist z. B. auch die Anhäufung von Reservestoffen noch nicht Gegenstand des Studiums gewesen, doch ist einleuchtend, dass u. a. schon durch die Umwandlung von Glycose in den nur halb so wirksamen Rohrzucker oder in das noch weniger leistende Inulin, die Entwicklung eines zu hohen osmotischen Druckes vermieden werden kann. In solchem Sinne ist wohl die so häufige Entstehung von unlöslichen Stoffen, z. B. von Stärke und Öl zu verstehen und vielleicht ist auch die Stärkebildung in den organische Substanz producirenden Chlorophyllkörnern auf die Vermeidung einer zu weit gehenden Anhäufung gelöster Stoffe berechnet[2]). Natürlich müssen in allen diesen Fällen die anderweitigen Beziehungen und Wechselwirkungen gleichmässig berücksichtigt werden, so u. a. auch die Massenwirkungen und die durch diese erreichbaren Fortführungen der an sich nur partiellen Reactionen[3]).

Wie alle Turgorleistungen fallen unter die entwickelten allgemeinen Gesichtspunkte auch die plötzlich verlaufenden Druckschwankungen in manchen Reizbewegungen, in denen die mit dem Wachsthum verbundenen Complicationen ausgeschlossen sind, indem nur

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 167.

2) Vgl. Pfeffer, Physiologie I, p. 194.

3) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge 1889, p. 90 und die dort citirte Literatur.

elastische Dehnungen der Zellwände in den Dimensionsänderungen mitspielen. Hierzu gehören die auf mechanische Reize erfolgenden bekannten Reizbewegungen der Mimosa pudica und der Staubfäden der Cynareen. Wenn ich nun, im Anschluss an die behandelten fundamentalen Verhältnisse, auf das Wesen der Zellmechanik dieser Reizbewegungen kurz eingehe, so geschieht es, weil einschlägige Arbeiten eine mangelhafte Einsicht in die obwaltenden Umstände verrathen und theilweise sogar in directen Wiederspruch mit physiologischen und physikalischen Thatsachen treten.

Mit Verweisung auf die Behandlung dieses Gegenstandes in meiner Physiologie[1]) beschränke ich mich hier auf die Staubfäden der Cynareen, in welchen die Zellmechanik am klarsten zu controliren und auch am besten erforscht ist. Da ich allein die mechanische Ausführung der Bewegung im Auge habe, kann die Frage bezüglich des Ortes und der Art der Perception des Reizes unerörtert bleiben. Ist auch wohl zweifellos der Protoplasmakörper der sensible Theil, so muss doch dieserhalb nicht in ihm die unmittelbar die Bewegung erzeugende Reaction verlaufen. Es scheint aber nothwendig, dieses nachdrücklich betonen zu müssen, da in dieser Hinsicht in der Pflanzenphysiologie häufig genug Verwechselungen unterlaufen. Thatsächlich ist aber Übertragung und Fortpflanzung von Reizen eine ganz allgemeine Nothwendigkeit und für Diejenigen, welchen solches nicht geläufig ist, mag daran erinnert werden, dass z. B. bei Drosera das Drüsenköpfchen gegen Berührung, bei der Wurzel die Spitze gegen hydrotropische Wirkung empfindlich ist, während entfernt von den sensiblen Organen als ausgelöste mechanische Action eine Krümmung erfolgt[2]).

Rein empirisch wurde in früheren Untersuchungen[3]) für die einzelnen Zellen in den Staubfäden der Cynareen Folgendes festgestellt. Durch einen Reiz wird der vom Inhalt gegen die Zellwand ausgeübte Druck (also die Turgorkraft[4]) plötzlich herabgesetzt und

---

1) Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 234.

2) Vgl. u. a. Pfeffer, Arbeit d. botan. Instituts zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 527.

3) Physiologische Untersuchungen 1873, p. 80 ff. und Pflanzenphysiologie l. c.

4) Gemäss der auf p. 297 gegebenen Definition wird unter Turgorkraft der Gesammtdruck des Inhalts gegen die Zellwand, ohne Rücksicht auf den Ursprung, verstanden.

unter dem Druck der gespannten Zellhaut, welche ihre elastischen Eigenschaften unverändert bewahrt, filtrirt so lange Wasser aus der Zelle, bis wiederum Gleichgewicht zwischen Turgorkraft und Zellhautspannung hergestellt ist. Immer tritt nur partielle Senkung der Turgorkraft ein und dieserhalb bleibt der Protoplast der Zellwand auch dann angepresst, wenn durch Festklemmen des Staubfadens die Verkürzung verhindert wird. Auch tritt, dem Gesagten entsprechend, unter diesen Umständen kein Wasser aus der gereizten Zelle. Die ansehnliche Verkürzung und Volumabnahme der Zelle wird durch die innerhalb der Elasticitätsgrenze auffällig hohe Dehnbarkeit der Zellwandungen in diesen Staubfäden ermöglicht. Denn bei minimaler Dehnung wird partielle oder totale Aufhebung des Turgors natürlich keine auffällige Dimensionsänderung der Zelle erzielen, wie z. B. bekannte Erfahrungen an Spirogyra u. s. w. lehren[1]. Die ziemlich ansehnliche Menge des austretenden Wassers (sie kann über 20 % des Volumens einer Zelle betragen) gelangt in die Intercellularräume, in denen sie entsprechend Luft verdrängt[2]. Demgemäss tritt erst nach Injection der Intercellularräume mit Wasser aus der Schnittfläche eines gereizten Staubfadens wässrige Flüssigkeit hervor.

Bestimmungen der Energie, mit welcher die Verkürzung angestrebt wird, ergaben, dass die Turgorkraft bei einer Reizung sicher um mehr als 1 Atmosphäre, wahrscheinlich bis zu 3 Atmosphären abnimmt[3]. Wie dieses Kraftmaass ist auch von Bedeutung, dass sogleich nach der schnellen Reizverkürzung die langsamer verlaufende Wiederherstellung des früheren Turgors beginnt, der auch dann

---

1) Vgl. Pfeffer, 1873, l. c., p. 139.

2) In den Staubfäden von Berberis fand ich in früheren Untersuchungen (Physiol. Untersuchungen p. 127, 158) in Übereinstimmung mit Unger keine Intercellularräume. Offenbar bildet aber das damals untersuchte Object einen Ausnahmefall, da ich in den fernerhin geprüften Staubfäden als Regel Intercellularräume beobachtete.

3) Die gefundenen Werthe (Physiol. Untersuchungen p. 121) erschienen seiner Zeit so hoch, dass nach thunlichster Reduction gesucht wurde. Thatsächlich dürften aber diese Reductionsfactoren kaum ins Gewicht fallen (vgl. Osmot. Untersuchungen p. 179) und dann würde die Turgorsenkung ungefähr 3 Atmosphären betragen. Für die Gelenke von Mimosa ergab sich eine Turgorsenkung von 2,3 bis 5 Atmosphären (Pfeffer, Periodische Bewegungen p. 112).

erreicht wird, wenn die Reizbarkeit durch Chloroformiren oder Entziehung von Sauerstoff eliminirt ist. Da solches ebenso in den aus Filamenten entnommenen Schnitten geschieht, so kann in diesen natürlich durch die plasmolytische Methode eine Senkung des Turgors nicht constatirt werden[1]).

Obgleich in meinen Untersuchungen zwischen Thatsachen und hypothetischen Folgerungen streng unterschieden wurde, ist eine solche Unterscheidung in der Benutzung dieser Arbeiten durch andere Forscher meist nicht aufrecht gehalten worden. Auf Auseinanderhalten von Thatsache und Hypothese ist aber um so mehr Werth zu legen, als auch heute noch die nähere Feststellung der inneren Ursachen aussteht, welche durch Depression der Turgorkraft zur Reizcontraction führen. Diese müssen sich aber innerhalb des empirischen Rahmens halten und wenn schliesslich alle physiologische Erkenntniss nur auf Einengung hinausläuft, so war eine solche in unserem Falle um so nothwendiger, als zuvor nicht einmal der Antagonismus zwischen elastischer Zellwand und Turgorkraft erkannt und die damals herrschende Meinung sogar eher geneigt war, die Contractionsursache in eine Veränderung der Zellhaut zu legen[2]).

Der gekennzeichnete Rahmen ist aber zunächst mit jeder Druckänderung vereinbar. Denn wie die Schnelligkeit der Filtration durch Fliesspapier oder Thierblase nur von der treibenden Kraft, ganz unabhängig von Qualität und Ursprung dieser, abhängt, kann man auch dem schnellen Wasseraustritt aus den Zellen der Cynareenstaubfäden nicht ansehen, woher die nöthige Betriebskraft stammt. Plötzlich muss diese ja unter allen Umständen sich geltend machen und dass die Zellen, was ebenfalls nothwendig ist, die genügend schnelle Filtration unter den gegebenen Verhältnissen gestatten, wurde seiner Zeit auf verschiedenem Wege empirisch dargethan.

Der Wasseraustritt sagt also nur, dass der Druck des Zellinhalts gegen die Zellwand sich verändert und demgemäss so lange Wasser nach aussen filtrirt, als die mit der Verlängerung abnehmende Spannung der Zellhaut überwiegt. Die Depression der Turgorkraft könnte

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie II, p. 240; Hilburg, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, p. 23.

2) Historisches vgl. Physiol. Untersuchungen 1873, p. 128, 142.

aber ebensowohl durch eine active Contraction des Protoplasmakörpers, als durch Senkung des osmotischen Druckes erzielt werden. Eine solche Senkung wäre wiederum mit gleichem Contractionserfolge möglich durch Umbildung gelöster Stoffe in osmotisch weniger leistende Körper, durch Exosmose gelöster Substanz oder, ohne Austritt, durch Auftreten plasmolytisch wirkender Körper in der Zellhaut[1]. Auch eine gesteigerte Pressung von aussen würde Gleiches erreichen und nur empirisch konnte und musste festgestellt werden, dass die Reizcontraction nicht etwa durch einen plötzlich gesteigerten Druck von Seiten der Zellwand erfolgt[2]. Nur mangelnde Einsicht in diese einfachen physikalischen Forderungen konnte zu dem Versuche führen, aus der Schnelligkeit der Reaction auf einen bestimmten Modus der Druckschwankung zu schliessen. Auch ist eine genügend schnelle Reaction ebensowohl im Protoplasma, als im Zellsaft oder selbst in der Zellhaut denkbar, da schnelle Reizübermittlung möglich und bekannt ist[3].

Aus dem Vorhandensein eines hohen osmotischen Druckes kann natürlich nicht schlechthin gefordert werden, dass jener auch die zur Reizbewegung nöthige Herabdrückung der Turgorkraft besorgt, und alle Eigenschaften, welche nur von der Turgorhöhe abhängen, wie Biegungsfestigkeit u. s. w., vermögen selbstverständlich über die näheren Ursachen der Reizreaction nichts auszusagen. Nochmals sei auch hervorgehoben, dass, so lange Exosmose gelöster Stoffe nicht eingeleitet wird, weder eine gesteigerte Filtrationsfähigkeit, noch eine Qualitätsänderung der Plasmahaut eine Veränderung der osmotischen Leistung ergeben kann[4].

---

1) Dass gelöste Stoffe in der Zellhaut durch Quellungsänderung keine in Betracht kommende Verkürzung der Zellwand erzielen, wurde in Physiol. Untersuchungen p. 130 nachgewiesen.

2) Ich kann hier die aus der Gewebespannung resultirenden Vorgänge ausser Acht lassen, da die Veränderungen in dieser nur aus Turgoränderung in den einzelnen Zellen entspringen und also der Gewebeverband nur Einfluss auf die Bewegungsamplitude der einzelnen Zelle haben kann, die aus den Messungen an dem ganzen Filament abgeleitete Kraft der Contraction aber dem resultirenden Mittelwerth entspricht.

3) Die diesbezüglichen Irrthümer von VINES (Arbeit. d. Würzburger Instituts 1878, Bd. II, p. 146) habe ich schon in meiner Physiologie (Bd. II, p. 241 Anmerkung) dargelegt.

4) Vgl. diese Abhandlung p. 302. Mit der physikalischen Aufklärung des osmotischen Druckes wurde auch der, bei den früheren Anschauungen naheliegende

Ist auch die nächste Ursache der Reizcontraction nicht sicher bekannt, so lässt sich doch so viel sagen, dass die nöthige ansehnliche mechanische Leistung nicht durch active Contraction des Protoplasmas zu stande kommen kann, wie schon mit Rücksicht auf die zu geringe Cohäsion des Protoplasmas in den Physiologischen Untersuchungen[1]) gefolgert wurde und im näheren aus dieser Abhandlung zu entnehmen ist. Jedoch muss ich auch auf diesen Punkt noch ein wenig eingehen, da späterhin VINES[2]) und GARDINER[3]) dem Wesen nach solche active Contraction des Protoplasmas und eine damit gesteigerte Pressung gegen den Zellsaft als Ursache der Reizverkürzung ansprachen, ohne sich übrigens irgendwie mit der nöthigen mechanischen Leistung abzufinden und ohne irgend eine Beobachtung beizubringen, die gegenüber einer sachgemässen Kritik Bedeutung behält.

Wir haben hier nicht nöthig, auf die näheren Vorstellungen der genannten Autoren einzugehen, da in jedem Falle die in der Reizbewegung ausgelöste Energie ein zu erfüllendes mechanisches Maass abgiebt. Wenn also z. B. die Bewegung durch active Contraction des Protoplasmas zu stande kommen soll, so muss dieses den Druck auf den Zellsaft jedenfalls um einige Atmosphären steigern, also umgekehrt auch eine solche Spannung ohne Zerreissen und ohne Verschieben der aufbauenden Theile aushalten können. Eine solche Cohäsion aber traut doch wohl Niemand dem mehr oder weniger zähflüssigen Protoplasma zu. Übrigens strömt während und unmittelbar nach der Reizbewegung das Protoplasma in den

---

Irrthum bezüglich des Einflusses der Filtrationsschnelligkeit auf die osmotische Leistung corrigirt. Führten auch die früheren Erwägungen schon darauf, dass durch anderweitige Qualitätsänderung der Plasmahaut (abgesehen von Exosmose) wenigstens erhebliche Druckänderungen nicht erzielt werden dürften, so wurde doch erst in dieser Abhandlung die Sache endgültig erledigt. (Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 241.)

1) Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 132; Osmotische Untersuchungen 1877, p. 170.

2) Arbeit. d. Würzburger Instituts 1878, Bd. II, p. 146.

3) Annals of botany 1888/89, Bd. II, p. 366. — Dem Wesen nach ähnliche Annahmen wurden anscheinend schon früher (1866) von COHN gemacht. Vgl. PFEFFER, Physiol. Untersuchungen p. 83, 142.

activen Zellen der Staubfäden von Centaurea ungeschwächt fort[1]) und bekundet somit noch besonders, dass auch nicht etwa vorübergehend ein wesentlich festerer Aggregatzustand angenommen wird.

In den cylindrischen Zellen der Cynareen, in denen also die Verkürzungslinie mit der Längsachse zusammenfällt, haben die Längswandungen, ebenso wie in einem gedehnten Kautschukschlauche, den longitudinalen Zug voll zu tragen und Gleiches gilt für das Protoplasma, welches einen angepressten Cylindermantel bildet. Berechnet sich nun z. B. in einem Staubfaden von Cynarea Scolymus die bei der Reizung ausgelöste Energie, nach dem zur Verhinderung der Contraction gerade nöthigen Gewicht, mit Bezug auf den ganzen Querschnitt, zu 20,6 gr für das Quadratmillimeter (= 2 Atmosphären)[2]), so muss diese Spannung vom Protoplasma erzielt werden, falls dessen Contraction die Verkürzung bedingt. Mit Bezug auf die Flächeneinheit ergiebt sich aber dann für das Protoplasma eine Spannung von 82,4 gr pro Quadratmillimeter (= 8 Atmosphären), wenn das Protoplasma, was wohl eher zu hoch angenommen ist, $^1/_4$ der Querschnittfläche des Staubfadens occupirt.

Wollte man aber der nicht mitströmenden Hautschicht allein diese Action zuertheilen, so müsste die Leistung der Hautschicht im Verhältniss des wirksamen Querschnitts, also wohl um das 5fache (40 Atmosphären) ansehnlicher sein. Wie unmöglich solche Cohäsionskräfte für das Protoplasma sind, mag noch daraus erhellen, dass das relativ feste und nicht mehr strömungsfähige Plasma der Plasmodien bei einer Belastung von 0,3 gr pro Quadratmillimeter sich allmählich plastisch dehnt und zerreisst (p. 262). Mit Protoplasma höherer Cohäsion, wie solches z. B. in Cilien, in der Haut der Flagellaten u. s. w. vorliegt, haben wir im zähflüssigen und strömenden Protoplasma nicht zu rechnen und ebenso können die Leistungen dieses nicht nach solchem festeren Aggregatzustand bemessen werden. Bemerkt mag noch werden, dass nach dem plasmolytischen Verhalten das Protoplasma unserer Zellen im maximalen Turgorzustand (der in Schnitten ja immer erreicht und conservirt wird) die übliche Zähflüssigkeit besitzt. Dass die physikalische Oberflächenspannung an der Grenzfläche des Protoplasmas in diesen cylindrischen Zellen, gegenüber den ausgelösten Kräften, keine ins Gewicht fallende Leistung zu vollführen vermag, bedarf wohl keiner Erörterung (vgl. p. 266).

Die obigen Betrachtungen gelten für jeden beliebigen Modus, in welchem das Protoplasma vermöge elastischer Kräfte, d. h. wie ein fester Körper zu wirken hat, also auch für den Fall, dass umgekehrt bei Reizung ein Nach-

---

1) Ausscheidungen und anderweitige sichtbare Veränderungen finden leider bei dieser Reizcontraction nicht statt. Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 242 und die dort citirte Literatur.

2) Vgl. p. 326 Anmerkung.

lassen der im labilen Zustand vorhandenen Spannung im Protoplasma angenommen wird. Auch ist leicht einzusehen, dass die Anpressung des Protoplasmas gegen die Zellwand demselben keine höhere elastische Cohäsion zu geben vermag. Von den elastischen Wirkungen ist natürlich die Quellungskraft zu unterscheiden, welche auch bei Verschiebbarkeit der Theile wirken kann, unter diesen Umständen aber, wie früher (p. 293) bemerkt wurde, den durch die osmotische Leistung des Zellsaftes ausgeübten Turgordruck nicht zu steigern vermag.

Obige Schlüsse sind unter den gleichen Voraussetzungen ebenso für kugelige Zellen (auch für Mimosa) bindend, da ohnehin der bei den gebotenen Radien vom zähflüssigen Protoplasma ausgehende Centraldruck nur verhältnissmässig geringe Werthe erreicht (vgl. p. 298).

Mit der Abweisung einer Cohäsionscontraction des Protoplasmas kommen wir also zu dem schon 1873 gezogenen Schlusse, dass eine Schwankung des osmotischen Druckes die nächste mechanische Ursache dieser Reizbewegung sein muss. Wie im näheren diese Variation zu stande kommt, vermag ich auch heute nicht zu entscheiden. Selbst die Frage, ob dabei ein Austritt gelöster Stoffe aus der Zelle im Spiele ist, wurde noch nicht endgiltig erledigt, wenn auch einige Versuche mit Staubfäden der Cynareen eher gegen solchen Austritt sprechen. Werden die Intercellularen des Staubfadens zum grössten Theil mit Wasser injicirt, so tritt bei der nun allerdings verminderten Bewegungsamplitude etwas Flüssigkeit aus der Schnittfläche des Filaments hervor[1]. Liegt aber der Staubfaden dabei in einer relativ ungeheuer grossen bewegten Wassermenge, so müsste nothwendig etwas Stoff entführt werden und doch geht bei wiederholter Reizung der Staubfaden auf die frühere Länge zurück. Warum diese bisherigen Versuche noch nicht völlig beweisend sind, will ich hier nicht näher erörtern und nur daran erinnern, dass selbst bei Wegführung gelöster Körper, dennoch durch entsprechenden Stoffwechsel eine Regulation der Turgorkraft in dem früher besprochenen Sinne denkbar wäre. Müsste auch diese Regeneration sich schnell abspielen, so kann sie doch nicht als unmöglich abgewiesen werden.

Andrerseits liegen Beweise für einen Austritt von Stoffen nicht

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 190. — Wendet man mit Indigcarmin gefärbtes Wasser zur Injection an, so kann man die ziemlich schnelle Entfernung des Farbstoffs aus isolirten Filamenten verfolgen.

vor. Wenn Janse[1]) in diesem Sinne die Existenz von Salzen in dem aus dem gereizten Gelenke von Mimosa pudica hervorschiessenden Flüssigkeitstropfen anführt, so vergisst er, dass schon die im ungereizten Gelenke vorhandene extracellulare Flüssigkeit reichlich Salze enthält[2]). Offenbar verkennt aber Janse u. a. ganz, dass seine Annahme ebenso in den von mir gekennzeichneten Rahmen fällt und es (bei der nur partiellen Aufhebung des Turgors) wiederum der elastischen Spannung der Zellhaut bedarf, um Wasser hervorzupressen. Auch ist ein solcher Modus, der zugleich Austritt gelöster Substanz und eventuell deren Wiederaufnahme fordert, keineswegs einfach, wie Janse meint (l. c., p. 80). Denn thatsächlich wäre es an sich einfacher, wenn die Senkung des Turgors durch irgend einen Übergang gelöster Stoffe in osmotisch weniger wirksame Körper erreicht würde.

Sollte aber der Reizvorgang an den Austritt eines Körpers gebunden sein, so kommt für dessen osmotische Leistung sowohl die Entfernung aus der Zelle als auch die plasmolytische Wirkung ausserhalb der Zelle in Betracht. Eine solche Stoffausgabe könnte aber, ausser durch entsprechende Einleitung von Diosmose, auch durch ein vorübergehendes locales Einreissen der Plasmahäute erreicht werden. Ein derartiger Vorgang, welcher nach der Gesammtheit der Erfahrungen höchst unwahrscheinlich ist, würde natürlich streng widerlegt sein, sobald der Austritt nur einzelne der in der Zelle gelösten Stoffe betrifft[3]). Jedenfalls kann man sich zu Gunsten einer derartigen Mechanik nicht auf pulsirende Vacuolen berufen, bei denen, wenigstens in gewissen Fällen, ein Einreissen zur Entleerung der Innenflüssigkeit führt, welche dabei aber auch gänzlich verschwinden.

Eine Turgorsenkung käme natürlich auch zu stande, wenn, ohne Zuführung aus dem Innern der Zelle, in der Zellhaut plötzlich genügend wirksame Stoffe gebildet oder zugeleitet würden, doch machen einen solchen Vorgang alle unsere Erfahrungen möglichst

---

1) Die Permeabilität d. Protoplasma 1888, p. 82. (Separatabdruck aus Verslagen en Mededeelingen d. Akademie Amsterdam.)

2) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuchungen 1873, p. 33.

3) In den Drüsenhaaren von Drosera trifft solches zu, da der im Zellsaft gelöste Farbstoff nicht entleert wird, doch liegen hier die Verhältnisse an sich etwas anders und es muss nicht allen Reizbewegungen dieselbe Mechanik zu Grunde liegen.

unwahrscheinlich. Ebenso ist kaum denkbar, dass durch eine active etwa wie eine Pumpe wirkende Thätigkeit, Wasser, unabhängig von osmotischen Leistungen, nach einer Seite getrieben und so der hydrostatische Druck in der Zelle vermindert oder vermehrt wird. Denn eine Veränderung um 1 bis 3 Atmosphären auf solche Weise ist nicht wohl zu verstehen, wenn auch die Möglichkeit eines activen einseitigen Transportes von Stoffen zugegeben werden muss[1]. Übrigens müsste eine derartige Action in einer Senkung des Turgors, d. h. in einem activen Hinausbefördern des Wassers in Folge der Reizung zu suchen sein, da sich in den Zellen, auch bei Mangel von Sauerstoff und beim Chloroformiren, immer die volle Turgorhöhe erhält und herstellt.

Kommen aber solche directe active Pumparbeit und ferner Stoffausgabe aus dem Protoplasma nicht in Betracht, so muss in der Erzielung der zur Reizbewegung nöthigen Turgorsenkung eine Verminderung der osmotischen Leistung des Zellsaftes allein massgebend oder doch wesentlich mitbetheiligt sein. Dieser Schluss ergiebt sich aus den früheren (p. 292) Erwägungen über das osmotische System, sobald man beachtet, dass in der Reizcontraction, trotz der constanten elastischen Eigenschaft der Zellhaut, der Zellsaft an Volumen abnimmt und dem entsprechend seine osmotische Leistung sich vermindert haben muss. Denn nachweislich stammt mindestens ein gutes Theil des austretenden Wassers, welches eine Volumabnahme der contrahirten Zelle um mehr als 20 % herbeiführen kann[2], aus dem Zellsaft. Dabei können wir dahin gestellt lassen, ob gleichzeitig das Protoplasma an Volumen ab- oder zunimmt. Eine genaue Controle dieser Frage ist schwierig und noch nicht ausgeführt, doch hat es den Anschein, als ob mit der Verkürzung der Zelle die Wandschicht des Protoplasmas in den Staubfäden von Centaurea an Dicke gewinnt, während diese Wandschicht unverändert erscheint, wenn durch Festklemmen die Contraction des gereizten Filaments verhindert wird.

Wie dem aber auch sei, jedenfalls kann (wenn wir sachgemäss von den durch die Cohäsion möglichen relativ nur geringen Leistungen des Protoplasmas absehen) nach den gegebenen Erörterungen

1) Vgl. diese Abhandlung p. 283, 305.

2) Pfeffer, Physiol. Untersuchungen 1873, p. 96.

die Turgorkraft die osmotische Leistung des Zellsaftes nicht übertreffen. Dieserhalb ist in unserem Falle eine erhebliche Volumschwankung des Zellsaftes durch eine Variation des Quellungs- oder osmotischen Druckes im Protoplasma nicht möglich, denn bei Constanz der Spannung der Zellhaut und des osmotischen Drucks im Zellsaft kann aus diesem Wasser nicht hervorgepresst werden. Wie aber eine Druck- und damit verknüpfte Volumschwankung im Protoplasma wirken muss, ist leicht aus den Bedingungen für das Gleichgewicht des osmotischen Systems zu entnehmen (p. 293). Zur Wiederherstellung des Gleichgewichts würde z. B. bei einer Volumabnahme des Protoplasmas die Zellhaut sich ein wenig verkürzen, zugleich aber, der abnehmenden Spannung halber, der Zellsaft sich entsprechend durch osmotische Wasseraufnahme vergrössern. Analoge Verhältnisse würden sich mit einer angestrebten Volumzunahme des Protoplasmas ergeben. Dass aber auf diese Weise bei nicht auffällig verändertem Volumen des Protoplasmas keine ansehnlichen Volumänderungen des Zellsaftes und also auch keine Drucksenkungen von einigen Atmosphären erreichbar sind, bedarf wohl keiner näheren Discussion. Der Turgordruck könnte überhaupt nur zunehmen, wenn durch Entstehung osmotisch wirksamer Stoffe (oder durch Quellungskraft) eine Volumzunahme des Protoplasmas und dadurch eine Verkleinerung des Zellsaftraumes herbeigeführt würde. Dass aber durch eine einfache Überführung gelöster Stoffe aus dem Zellsaft in das Protoplasma, oder in umgekehrter Richtung, der Druck gegen die Zellwand unverändert bleibt, ist schon erörtert worden (p. 293). Auch habe ich schon früher (Osmot. Untersuchungen p. 181) darauf hingewiesen, wie z. B. die Volumcontrole der im Zellsaft liegenden Vacuolen über osmotische Variationen im Zellsaft vielleicht Aufschluss geben könnte.

Kam ich schon früher, unter der Voraussetzung des Fehlens von Exosmose, zu dem Schlusse, dass wahrscheinlichst in diesen Reizbewegungen eine Senkung der osmotischen Leistung im Zellsaft massgebend mitspiele[1], so ist doch dieses jetzt, bei gleicher Voraussetzung, insbesondere deshalb präciser zu folgern, weil nachgewiesen wurde, dass, so lange Diosmose fehlt, die abschliessende Plasmahaut keinen Einfluss auf den osmotischen Druck hat. Die Möglichkeit,

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 239.

dass vom sensiblen Protoplasma aus im Zellsaft plötzlich verlaufende Reactionen veranlasst werden, ist jedenfalls zuzugeben (vgl. p. 314). Es handelt sich ja dabei nur um entsprechende molekulare Veränderungen, welche eine weitgehende Umsetzung nicht einmal nothwendig erfordern, und bekannt ist z. B. wie auf kleine Anstösse plötzlich colloidale Erstarrung oder eine Ausfällung in übersättigten Lösungen eintreten kann. Mechanisch würde z. B. auch eine Bildung von Rohrzucker aus Traubenzucker genügen, da damit die osmotische Leistung auf die Hälfte herabgedrückt wird. Und für die lebende Zelle können u. a. die zum Theil sehr plötzlich erfolgenden Ausscheidungen genannt werden, welche eine Einwirkung von Ammoncarbonat im Zellsaft mancher Pflanzen erzielt[1]). Eine Gegenreaction zur Wiederherstellung des früheren Zustandes ist, wie schon allgemein besprochen wurde, natürlich in solchen und ähnlichen Vorgängen in jedem Falle eine Nothwendigkeit[2]).

Nachdrücklich mag hier noch betont werden, dass eine Generalisirung der für bestimmte Pflanzen gewonnenen Erfahrungen durchaus nicht zulässig ist, dass vielmehr bei ähnlichen und noch mehr bei differenten Bewegungen schon die Zellmechanik verschieden sein und ausserdem noch andere Unterschiede in der Kette der veranlassenden Vorgänge bestehen können. Es ist ja selbstverständlich, dass habituell ähnliche Bewegungen durch verschiedene mechanische Mittel erreicht werden können. Kann man dieserhalb schon nicht von vornherein z. B. für die Staubfäden von Centaurea und Berberis volle Identität der Zellmechanik annehmen, so ist solches u. a. noch weniger für die Ranken der Fall, in deren Krümmungsbewegung ohnehin mit dem Wachsthum neue Factoren thätig eingreifen müssen. Auch können, selbst wenn der Turgor entscheidend mitspielt, doch bezüglich des Ortes und der Art der Entwicklung, sowie in mannigfacher Hinsicht Differenzen obwalten, ganz abgesehen von den Mannigfaltigkeiten, welche sich auf die specifisch eigenthümliche Perception des Reizes und die Verkettung dieses mit dem mechanischen Geschehen beziehen[3]).

---

1) Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 239.

2) Vgl. p. 323.

3) Vgl. z. B. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 194; Physiologie Bd. II, p. 177, 232, 269 u. s. w. — An den angegebenen Stellen ist auch

Es ist hier nicht nöthig, auf diese schon bei anderer Gelegenheit dem Princip nach besprochenen allgemeinen Verhältnisse einzugehen. Beiläufig kann auch nur ein Blick auf die pulsirenden Vacuolen geworfen werden, welche ja darin etwas ähnliches wie Mimosa pudica oder die Staubfäden der Cynareen bieten, dass sie plötzlich ihren wässrigen Inhalt ganz oder theilweise entleeren und langsamer wieder auf die frühere Grösse zurückkehren. In Primordialzellen vollzieht sich dieser Vorgang ohne Vorhandensein einer Zellhaut, und z. B. in den Plasmodien der Myxomyceten kann ein von der Peripherie gegen die Innenmasse ausgeübter Druck nicht mitwirken. Denn diese Pulsationen gehen ungleichzeitig und von einander unabhängig vor sich und da sich auch unmittelbar benachbarte Vacuolen nicht beeinflussen, so können die bewirkenden Ursachen nur localisirt thätig sein [1]). Diese gegenseitige Unabhängigkeit gilt auch bezüglich der angrenzenden relativ stationären Vacuolen, die wie früher bemerkt (p. 192, 218), nur graduell von den pulsirenden Vacuolen verschieden sind.

Die Ursachen dieser Volumänderungen der Vacuolen sind noch nicht genügend aufgedeckt und wenn in bestimmten Fällen eine Entleerung augenscheinlich durch Einreissen erzielt wird, so muss ein solcher Vorgang deshalb nicht allgemein zutreffen [2]). Ein solches

---

z. B. auf Unterschiede in der Erzielung der Mechanik von Bewegungen hingewiesen, ebenso auf die Vortheile, welche für die Erforschung die mit elastischer Dehnung verknüpften Bewegungen bieten können, da hier der Mangel von Veränderung durch Wachsthum manches vereinfacht. Erklärungen aber, die Wachsthum für die Bewegungsmechanik fordern, sind für Gelenke nicht anwendbar und so kann in ihnen Heliotropismus und Geotropismus u. s. w. nicht in der Weise entstehen, wie es WORTMANN's Hypothese fordert, die in jedem Falle ungleich starkes Wachsen in antagonistischen Geweben annimmt. Jedenfalls ist sehr wunderbar, dass WORTMANN sich ganz einseitig an wachsende Organe hält und auf die Gelenke nicht einmal Bezug nimmt. Denn beachtet wollen sie für gleichnamige Vorgänge immer sein, wenn auch vielleicht die mechanischen Mittel der Ausführung im angedeuteten Sinne Differenzen bieten.

1) Über die Unabhängigkeit der Pulsation von der Existenz des Zellkernes vgl. p. 193 Anmerkung.

2) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 398 für pflanzliche Objecte. Ausgedehntere Mittheilung über animalische Organismen bei BÜTSCHLI, Klassen u. Ordnungen des Thierreichs 1889, p. 106, 712, 1411.

Einreissen ist überhaupt bei nur partieller Entleerung nicht gerade wahrscheinlich und in den früher (p. 219) besprochenen mit Anilinblau gefärbten und gefärbt bleibenden Vacuolen ausgeschlossen, da diese bei wiederholter Volumschwankung unvermeidlich den gelösten Farbstoff mehr und mehr verlieren müssten. Bei gänzlichem Schwinden wird freilich entweder eine schnelle und vollständige etwa diosmotische Entfernung der gelösten Stoffe oder eine Entleerung der Vacuole durch Einreissen der Plasmahaut stattfinden müssen. Letzteres kommt auch aus rein physikalischen Ursachen vor, wenn die Vacuolen mehr und mehr an die Peripherie, gegen die Vacuolenhaut oder die Hautschicht gedrängt werden. Doch kann kaum solchen rein physikalischen Ursachen, wie es Bütschli[1]) will, immer das vollständige Schwinden der pulsirenden Vacuolen entspringen, da solche Entleerung in dem Plasmodium auch an den tief im Protoplasma eingesenkten Vacuolen vorkommt.

Ob nun eine vom Einreissen unabhängige Entleerung der Vacuolen durch verminderte osmotische Leistung, sei es durch Ausgabe, sei es durch entsprechende Verwandlung der gelösten Stoffe, durch einen von der Plasmahaut und der nächsten Umgebung ausgehenden gesteigerten Centraldruck oder auf irgend eine andere Weise erreicht wird, ist zur Zeit nicht zu sagen. Schon eine Zunahme der physikalischen Oberflächenspannung würde wohl durch gesteigerten Centraldruck die zwar nicht näher bekannte, aber offenbar nicht sehr ansehnliche Energie liefern können. Bei der geringen Grösse der Vacuolen ist auch der im umgekehrten Verhältniss zum Radius zunehmende radiale Druck mit in Betracht zu ziehen (vgl. p. 298). Übrigens dürfte ein näheres Studium der pulsirenden Vacuolen wohl vielfache wichtige Anhaltspunkte über diese Art von Bewegungsmechanik im Allgemeinen liefern. Dabei bieten diese Objecte in methodischer Hinsicht mannigfache Angriffspunkte, von denen einige sich aus den Erfahrungen ergeben, welche bezüglich der Vacuolen der Myxomyceten und deren Verhalten mitgetheilt wurden.

---

1) l. c., p. 1431.

X. Zusammenfassung einiger Resultate.

Die Plasmahaut (Hautschicht und Vacuolenhaut) entsteht aus dem Cytoplasma unter den an der Grenzfläche gegen Wasser (vielleicht auch gegen andere Medien) gebotenen Bedingungen. Da letztere auch zur Forterhaltung nothwendig sind, so werden die aufbauenden Theile der Plasmahaut mit der Entfernung aus der Grenzfläche wieder zu Bausteinen des übrigen Cytoplasmas. Und wenn auch nicht gerade das gesammte Cytoplasma zur Formation von Plasmahaut geeignet ist (die Mikrosomen scheinen keinen Antheil dabei zu nehmen), so sind doch weder Hautschicht, noch Vacuolenhaut selbständig sich erhaltende und sich fortpflanzende Organe, wie Zellkern und Chromatophoren.

Da Hautschicht und Vacuolenhaut in derselben genetischen Beziehung zum Cytoplasma stehen, so sind sie auch nur durch die räumliche Lage und die damit verknüpften Verhältnisse unterschieden, können demgemäss mit dem Platzwechsel auch direct in einander verwandelt werden.

Die Plasmahaut bewahrt im Leben ähnliche plastische Eigenschaften wie das Cytoplasma. Dieses aber ist, vermöge der sofortigen Entstehung der Plasmahaut an der Oberfläche, in allem Wechsel der Gestaltung allseitig und continuirlich durch Plasmahaut abgegrenzt. Bei weitgehender Vacuolisirung einer Plasmaportion kann demgemäss der grössere Theil des Cytoplasmas zu Plasmahaut werden.

Die Plasmahaut vermag also ebensowohl durch Einschiebung neuer Theile aus dem Cytoplasma zu wachsen, wie auch, da wo sie fehlt, neu gebildet zu werden. Durch solche Neubildung wird an der Schnittfläche eines Plasmodiums das fehlende Hautschichtstück ergänzt und Vacuolenhaut um neu entstehende Vacuolen formirt.

Eine unzweifelhafte Neubildung von Vacuolen kann im Plasmodium erzielt werden, indem plötzlich Lösung von Asparaginkryställchen (oder auch anderen Stoffen) eingeleitet wird, welche zuvor in gesättigter Lösung aufgenommen worden waren. Die so auftretenden und sich weiter vergrössernden Vacuolen, und mit ihnen die abgrenzende Vacuolenhaut, entstehen, ohne dass zuvor eine entsprechende Plasmahaut um das Asparaginstückchen vorhanden war

und ohne dass kleinste oder grössere benachbarte Vacuolen in Mitleidenschaft gezogen werden. Aus diesen Beobachtungen geht auch mit Sicherheit hervor, dass in keiner Weise kleine Vacuolenbildner (Tonoplaste) zur Formirung von Vacuolenhaut und Vacuole nothwendig sind.

Diese künstlich erzeugten Vacuolen stimmen in jeder Weise mit denjenigen überein, welche sich normal im Plasmodium finden. Wie diese können auch die künstlichen Vacuolen Theilungen und Verschmelzungen ausführen und auch in diosmotischer Hinsicht konnte kein Unterschied gefunden werden. Diese Übereinstimmung bezieht sich zunächst auf die relativ stationären Vacuolen, welche aber mit den pulsirenden durch alle Zwischenstufen verknüpft sind und mässige Volumschwankungen wurden auch an künstlich erzeugten Vacuolen beobachtet.

Die entscheidenden Erfahrungen an Plasmodien dürfen um so mehr generalisirt werden, als alle Beobachtungen an anderen Protoplasten mit der gekennzeichneten Bildung von Hautschicht und Vacuolenhaut aus dem Cytoplasma aufs beste vereinbar sind und theilweise direct dafür sprechen. Dabei ist z. B. eine Erhaltung der Continuität der Hautschicht durch Zusammenneigen, sowie eine Vermehrung der Vacuolen durch Theilung, nicht nur möglich, sondern unter Umständen selbstverständlich und es kann sich immer nur darum handeln, in wie weit im gegebenen Falle u. a. Vacuolen durch Theilung oder durch Neubildung vermehrt werden.

Eine Neubildung von Vacuolenhaut würde in jedem Falle durch Einführung eines Tröpfchens wässriger Lösung in das Cytoplasma herbeigeführt, doch scheinen auch locale Imbibitionsdifferenzen zur Abgrenzung einer Vacuole führen zu können. Auf diese oder andere Weise mögen wohl normal oder bei gesteigerter Quellung in dem Cytoplasma neue Vacuolen ihren Ursprung nehmen.

Eine volle Einsicht in die Bedingungen und Vorgänge, welche zur Bildung der Plasmahaut führen, ist noch nicht erreicht. Kann auch die Plasmahaut nicht eine einfache physikalische Spannungshaut sein, so ist doch fraglich, ob ihre Entstehung schon durch bestimmte Oberflächenspannung herbeigeführt wird, oder ob Wassercontact mitzuwirken hat. Eine Entscheidung ist auch daraus nicht zu entnehmen, dass die Grenzfläche des Cytoplasmas gegen festes Asparagin die dios-

motischen Eigenschaften der Vacuolenhaut nicht besitzt. Übrigens scheint vitale Thätigkeit zur Formirung von Plasmahaut, sowie zur Äusserung der Plasticität in dem Protoplasten nicht nothwendig zu sein.

Kann man nur mit Wahrscheinlichkeit Proteïnstoffe als wesentliches Baumaterial der Plasmahaut ansprechen, so lässt sich doch mit Bestimmtheit sagen, dass die diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut nicht durch eine dünne Ölschicht oder durch imbibirendes Öl bedingt sind.

Den in Zellhaut eingeschlossenen Protoplasten kommt normal und nicht etwa als Folge eines Reizzustandes eine mehr oder weniger zähflüssige Consistenz zu. Eine solche besitzt auch der strömende Theil im Plasmodium, während der zwar auch weiche ruhende peripherische Theil immerhin eine ausreichende Cohäsion erreicht, um der angreifenden Stromkraft genügenden Widerstand entgegen setzen zu können. Doch ermöglicht der Wechsel zwischen diesem weichen und dem zähflüssigen Aggregatzustand die mannigfachen Ausgestaltungen des Plasmodiums mit den zur Verfügung stehenden Kräften.

Dieser im lebensthätigen Plasmodium aus inneren Ursachen sich abspielende Cohäsionswechsel scheint durch leichte locale Druck- und Stosswirkungen nicht wesentlich beeinflusst zu werden. Dagegen influiren äussere Verhältnisse durch Depression der normalen Thätigkeit auch auf die Cohäsionsverhältnisse im Plasmodium.

Die Schlussfolgerungen über die Bedeutung der Plasmahäute für diosmotischen Austausch und über die Ursachen der Anhäufung von Stoffen schliessen sich früheren Erörterungen an. Doch ist aus der ohne Vacuolenbildung möglichen allmählichen Lösung von Asparaginkryställchen im Plasmodium ein weiterer Beweis dafür zu entnehmen, dass das Cytoplasma die Verbreitung gelöster Stoffe leicht gestattet.

Die schon erwähnten Erfahrungen über die Abhängigkeit der Entstehung der Plasmahaut von der Natur des mit der Grenzfläche des Cytoplasmas in Berührung stehenden Körpers deuten bestimmt darauf hin, dass schon die Qualität des anstossenden Mediums die Eigenschaften und speciell die diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut beeinflusst.

Asparagin und Gyps scheinen durch die Plasmahäute der Plas-

modien leichter zu diosmiren als durch die höherer Pflanzen. Wie durch die Protoplaste dieser letzteren findet auch aus Plasmodien Methylenblau, nicht aber Anilinblau diosmotisch seinen Weg.

Mit der Separation gelöster Stoffe durch Hautschicht und Vacuolenhaut ist in früher gekennzeichneter Weise ein osmotisches System in der Zelle geschaffen. Höher als die osmotische Leistung des Zellsaftes kann indess der von dem Protoplast gegen die Zellhaut ausgeübte Druck (die Turgorkraft) nicht ausfallen, sofern das Protoplasma zähflüssigen Aggregatzustand besitzt. Für den Gleichgewichtszustand im osmotischen Systeme gilt dieses, gleichviel ob die nöthige Gegenleistung im Protoplasma durch Quellungskraft oder, ganz oder theilweise, durch Vorhandensein gelöster Stoffe erreicht wird.

Absolut vollständig kommt freilich der osmotische Druck nicht gegen die Zellhaut zur Wirkung, denn der Protoplasmakörper setzt der osmotischen Spannung einen gewissen Centraldruck entgegen, welcher indess bei der geringen Cohäsion im Protoplasma, mitsammt der Oberflächenspannung, nur einen geringen Bruchtheil des meist auf einige Atmosphären steigenden osmotischen Druckes ausmacht. Wenigstens gilt dieses für die gewöhnlichen Dimensionsverhältnisse in Zellen, während z. B. in sehr kleinen Vacuolen der besagte Centraldruck erheblicheren Werth erreichen kann.

Findet, wie hier vorausgesetzt wird, keine Diosmose statt, so ist die Höhe des osmotischen Druckes unabhängig von Filtrationswiderstand und überhaupt von der Qualität der abschliessenden Haut, gleichviel ob diese fest oder flüssig ist.

Demgemäss wird durch die physikalischen Versuche auch die osmotische Leistung in der Plasmahaut vollständiger und genauer bestimmt, als es bisher durch physiologische Methoden erreicht wurde. Nach den bisherigen physikalischen Erfahrungen entwickelt bei einem Gehalt von 0,1 Molekel im Liter die Lösung von Rohrzucker bei 13 bis 16° C. im Mittel einen osmotischen Druck von 172 cm Quecksilber (2,26 Atmosphären), die Lösung von Kalisalpeter einen Druck von 258 cm Quecksilber (3,4 Atmosphären). Einer einprocentigen Lösung von Rohrzucker entspricht also ein osmotischer Druck von 0,67, einer einprocentigen Lösung von Kalisalpeter von 3,37 (rund 3,4) Atmosphären und bei mässiger Concentration steigt der Druck proportional der Concentration. Durch diese Werthe, im Vergleich

mit der zur Aufhebung des Turgors gerade nöthigen Concentration, wird also bekanntlich auch der in der lebenden Zelle entwickelte osmotische Druck bemessen.

Abweichungen von den physikalisch zu fordernden osmotischen Leistungen würden anzeigen, dass durch anderweitige besondere active Leistungen der lebensthätigen Zelle eine Steigerung oder Verminderung der Turgorkraft herbeigeführt wurde.

Auf dem Boden der empirischen Ermittelungen über die durch Reiz ausgelöste Bewegungsmechanik in den Zellen der Staubfäden von Cynareen ist weiter zu folgern, dass die zur Bewegung nöthige Energie von dem Protoplasmakörper jedenfalls nicht durch elastische Kräfte, und in vollem Umfange auch nicht durch Imbibitionsvorgänge (Quellungskräfte) geliefert werden kann. Sofern die Reizbewegung nicht von einer exosmotischen Stoffausgabe abhängt, muss die plötzliche Turgorsenkung durch entsprechende vorübergehende Bildung von Stoffen geringerer osmotischer Leistung in der Zelle erzielt werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf Chondrioderma difforme.

Fig. 1. Nach Aufnahme von Asparaginstückchen wurden in der p. 197 beschriebenen Weise durch Auswaschen mit Wasser Vacuolen erzeugt. Die Zeichnung wurde eine Stunde nach dieser Operation angefertigt, als bereits die Auflösung des Asparagins weiter fortgeschritten und in einzelnen Vacuolen, die kleinere Stückchen aufgenommen hatten, vollendet war. In der Figur ist, wie auch in Fig. 2 und 3, nur ein Stückchen des Plasmodiums abgebildet (200/1).

Fig. 2. Diese Figur ist einem Plasmodium entnommen, das nach Aufnahme der mit Anilinblau gefärbten Vitellinkrystalloide 8 Stunden in reinem Wasser verweilt hatte. Neben den blauen Vacuolen, welche zumeist noch ungelöstes und blau gefärbtes Vitellin enthalten, finden sich auch normal entstandene farblose Vacuolen (200/1).

Fig. 3. Stück eines Plasmodiums, welches durch Alkanna gefärbte Tröpfchen von Olivenöl aufnahm (200/1).

Fig. 4. Stück eines Plasmodiumstranges einige Minuten nach dem Durchschneiden in Wasser. An den hervorgewölbten Schnittflächen, welche durch den Mangel anhängender Fremdkörper gekennzeichnet sind, hat sich bereits ein sichtbarer Hyaloplasmasaum ausgebildet, der an dem Rande in das vor der Operation schon vorhandene Hyaloplasma continuirlich übergeht. Daneben liegen einige abgerissene Plasmaportionen (100/1).

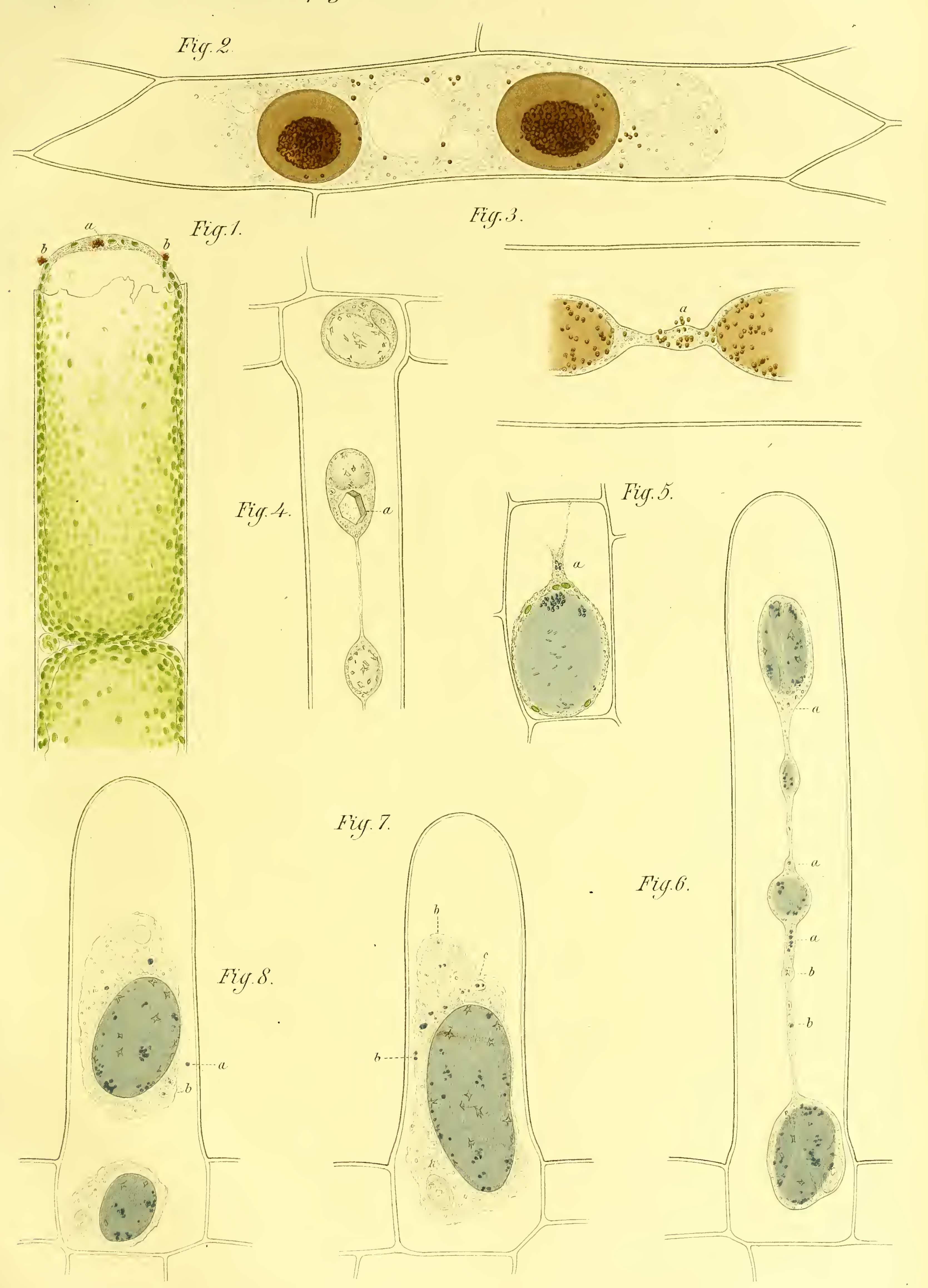
Fig. 5 und 6. Vacuolenbildung durch Auflösung von aufgenommenen Asparaginstücken. Das Asparagin lag in beiden Fällen in Fig. *a* noch nicht in einer Vacuole, die aber nach schnellem Auswaschen des umgebenden Asparagins in Fig. 5 *b* nach 35 Sec., in Fig. 6 *b* nach 45 Sec. die in den Figuren gekennzeichnete Entwickelung erreichte und nun sich ziemlich schnell weiter vergrösserte (500/1).

Fig. 7 *a*, *b* und *c* stellen dieselbe Vacuole vor. In *b* liegt diese frei im strömenden Plasma und ist kugelig, während sie in *a* und *c* der ruhenden Plasmaschicht angepresst und entsprechend deformirt ist. Die Grenze des hier ziemlich mächtigen ruhenden Protoplasmas gegen das strömende Körnerplasma ist durch Schattirung markirt. Die Pfeile geben die Richtung des Stromes an. Die Vacuole war durch Gyps erzeugt, enthielt aber zur Zeit der Beobachtung nicht mehr ungelöste Substanz (500/1).

Fig. 8. Ähnliche Vacuole wie in Fig. 7. Die Vacuole wird durch die in der Richtung der Pfeile gehende und sich gabelnde Strömung entsprechend deformirt (500/1).

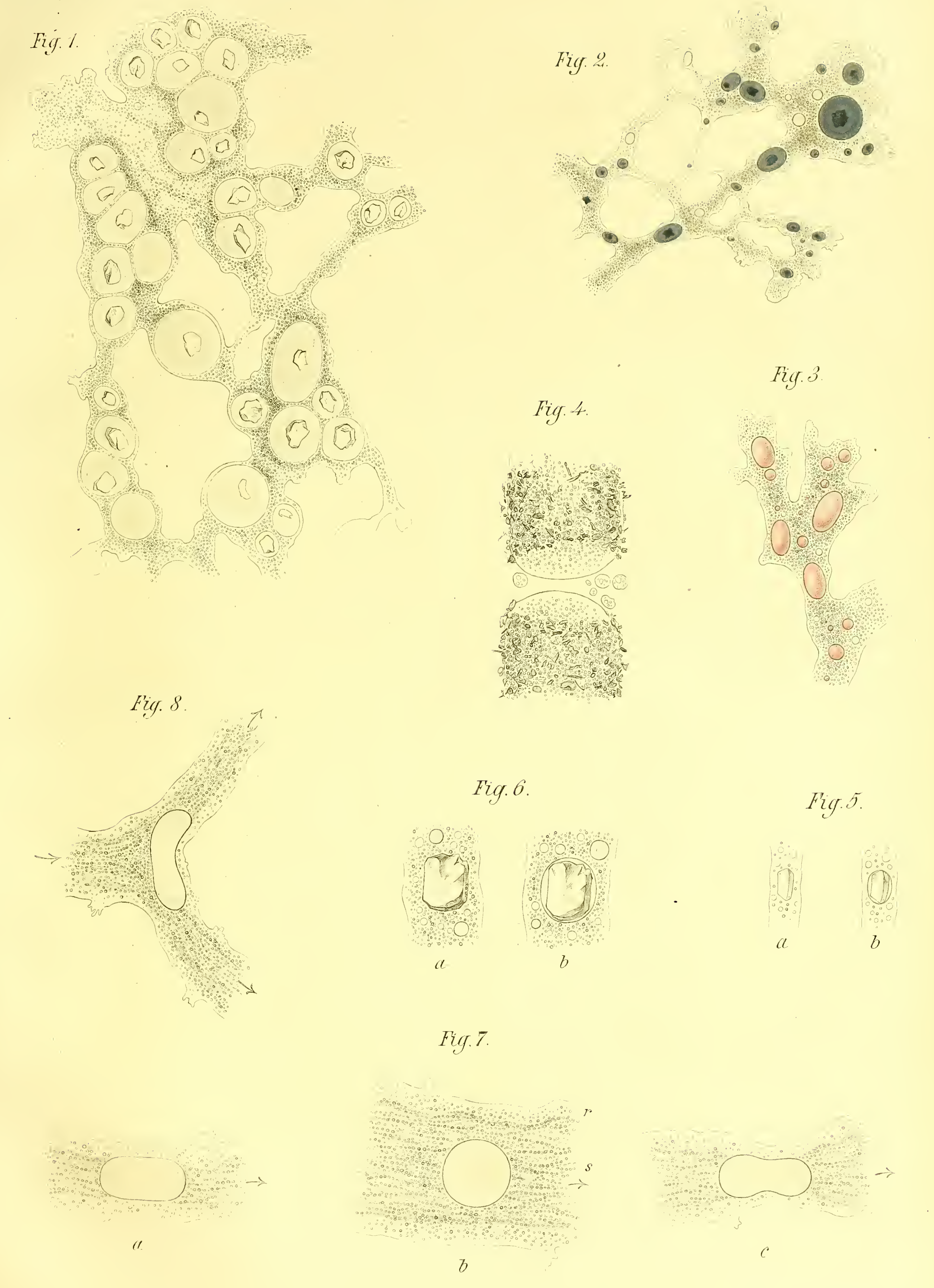


Inhaltsübersicht.



Lith Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig







